



**T.C.
İSTANBUL ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**



Yüksek Lisans Tezi

**TUZ STRESİNDE YETİŞTİRİLEN AYÇİÇEĞİ (*Helianthus annuus*
L.) FİDELERİNDE GÖRÜLEN KOTİLEDON SENESENSİ
ÜZERİNE GR24 VE OKSİN'İN ETKİLERİ**

Hümeysra ÖZEL

Biyoloji Anabilim Dalı

Botanik Programı

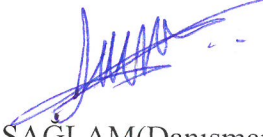
**DANIŞMAN
Dr. Öğr. Üyesi Serap SAĞLAM**

Aralık, 2019

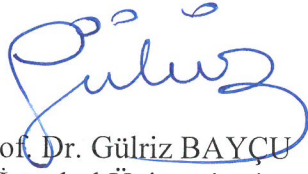
İSTANBUL

Bu çalışma, 23.12.2019 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından Biyoloji Anabilim Dalı, Botanik Programında Yüksek Lisans tezi olarak kabul edilmiştir.

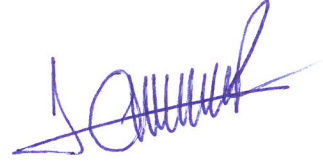
Tez Jürisi



Dr. Öğr. Üyesi Serap SAĞLAM(Danışman)
İstanbul Üniversitesi
Fen Fakültesi



Prof. Dr. Gülriz BAYÇU
İstanbul Üniversitesi
Fen Fakültesi



Prof. Dr. Şener AKINCI
Marmara Üniversitesi
Fen-Edebiyat Fakültesi



20.04.2016 tarihli Resmi Gazete’de yayımlanan Lisansüstü Eğitim ve Öğretim Yönetmeliğinin 9/2 ve 22/2 maddeleri gereğince; Bu Lisansüstü teze, İstanbul Üniversitesi’nin aboneli olduğu intihal yazılım programı kullanılarak Fen Bilimleri Enstitüsü’nün belirlemiş olduğu ölçütlere uygun rapor alınmıştır.

Bu tez, İstanbul Üniversitesi Bilimsel Araştırma Projeleri Yürütücü Sekreterliğinin 25661 numaralı projesi ile desteklenmiştir.

ÖNSÖZ

Yüksek Lisans eğitimim boyunca bilgi, deneyim, güler yüz ve desteğini esirgemeyen, her türlü zorluk karşısında motivasyonumun düşmesine izin vermeden çözüm üretmekten vazgeçmeyen, güçlü karakteriyle bana da örnek olan danışman hocam Yrd. Doç. Dr. Serap SAĞLAM'a teşekkür ederim.

Bu uzun süreçte kapısını her çaldığımda yardımını ve sohbetini benden esirgemeyen Yusuf CAN GERÇEK'e teşekkür etmek isterim.

Meraklı, enerjik ve dinamik halleriyle laboratuvar çalışmalarında bana destek olan Bahar SAĞLAM, Nazlıcan YILDIRIM, Aysun GÜLÜNK ve Mustafa TÖRER'e teşekkür eder, eğitim hayatlarında daimî başarılar dilerim.

Okul içi ve dışı her zaman yardımlarını ve manevi desteklerini hissettiğim Melike Zelal BOZALAN, Selen ÖZYER ve Barış KAYAAL'a içten teşekkürlerimi sunarım.

Ve eğitim hayatımın en başından beri beni maddi ve manevi olarak destekleyen sabırlı ve anlayışlı **aileme** sonsuz teşekkürler.

Aralık 2019

Hümeysra ÖZEL

İÇİNDEKİLER

Sayfa No

ÖNSÖZ	iv
İÇİNDEKİLER.....	v
ŞEKİL LİSTESİ	vii
TABLO LİSTESİ.....	ix
SİMGE VE KISALTMA LİSTESİ	x
ÖZET	xi
SUMMARY	xiii
1. GİRİŞ	1
2. GENEL KISIMLAR.....	4
2.1. AYÇİÇEĞİ HAKKINDA	4
2.1.1. Morfolojik Özellikleri	4
2.1.2. Ayçiçeği Üretiminin Dünyadaki ve Türkiye'deki Durumu	4
2.1.3. Ayçiçeğinin Beslenmedeki Önemi	5
2.2. STRES.....	6
2.2.1. Tuz Stresinin Bitkiler Üzerine Olan Etkileri	6
2.2.1.1. Organ Düzeyinde Etkileri	6
2.2.1.2. Hücre Düzeyinde Etkileri	7
2.2.1.3. Organel Düzeyinde Etkileri	9
2.2.2. Tuz Stresi ile Gen Anlatımının İndüklenmesi	9
2.2.3. Tuzluluğun Neden Olduğu Bitki Hormonlarının İndüksiyonu	10
2.3. SENESENS	11
2.3.1. Senesens Sırasında Meydana Gelen Biyokimyasal Değişimler	12
2.3.3. Senesens Hakkında İleri Sürülen Hipotezler	13
2.3.3.1. Besin Boşalımı Hipotezi.....	13
2.3.3.2. Senesens Sinyali Hipotezi	13
2.3.4. Senesensi Etkileyen Faktörler	14
2.3.5. Bitki Hormonlarının Senesens Üzerine Etkisi.....	14
2.3.6. Senesensin Genlerle Düzenlenmesi.....	15
2.3.7. Tuz Stresi ile Senesens Arasındaki İlişki	16
2.4. INDOL ASETİK ASİT (IAA)	17

2.4.1. Keşfi, Tanımı ve Kimyasal Yapısı	17
2.4.2. IAA nın Fizyolojik Etkileri	17
2.5. STRIGOLAKTONLAR.....	17
2.5.1. Keşfi, Tanımı ve Kimyasal Yapısı	17
2.5.2. GR24 ün Fizyolojik Etkileri	18
2.6. IAA NIN SENESENS ÜZERİNE ETKİSİ	19
2.7. GR24 ÜN SENESENS ÜZERİNE ETKİSİ.....	20
2.8. IAA VE GR24 ÜN BİRBİRİ İLE İLİŞKİSİ	21
3. MALZEME VE YÖNTEM.....	22
3.1. MALZEME	22
3.1.1. Bitkisel Materyal	22
3.1.2. Fidelerin Yetiştirilmesi.....	22
3.1.3. Tuz (NaCl) ve IAA-GR24 Uygulamaları	23
3.2. YÖNTEM.....	25
3.2.1. Senesens Derecesinin Tayini	25
3.2.2. Uygulama Sonrası Kotiledonların Taze Ağırlığın Ölçülmesi, Aradaki Farkın Saptanması.....	26
3.2.3. Total Klorofil ve Karotenoid Miktarı Tayini.....	26
3.2.4. Çözünabilir Total Protein Miktarının Tayini.....	27
3.2.5. Peroksidaz (POD) Aktivitesinin Tayini.....	27
3.2.7. Prolin Ölçümü	27
3.2.8. Malondialdehit (MDA) Ölçümü	28
4. BULGULAR.....	29
4.1. KOTİLEDONLARIN ORTALAMA YEŞİL ALAN % SİNİN DEĞİŞİMİ	29
4.2. TAZE AĞIRLIK DEĞİŞİMİ	32
4.3. TOTAL KLOROFİL VE KAROTENOİD MİKTARINDAKİ DEĞİŞİMLER	34
4.4. ÇÖZÜNEBİLİR TOTAL PROTEİN MİKTARINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER.....	38
4.5. PEROKSİDAZ AKTİVİTESİNDEKİ DEĞİŞİKLİKLER	39
4.6. MDA ORANINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER.....	40
4.7. PROLİN ORANINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER.....	42
5. TARTIŞMA VE SONUÇ	44
KAYNAKLAR.....	50
ÖZGEÇMİŞ	67

ŞEKİL LİSTESİ

Sayfa No

Şekil 2.1: Süperoksit radikalının, hidrojen peroksitin ve hidroksil radikali ile indirgenen lipit peroksidasyonun ve glutatyon peroksidaz yollu yağ asiti stabilizasyonunun üretimi ve temizlenmesi. APX, Askorbat peroksidaz; ASC, Askorbat; DHA, Dehidroaskorbat; DHAR, Dehidroaskorbat redüktaz; Fd, Ferredoksin; GR, Glutatyon redüktaz; GSH, Kırmızı glutatyon; GSSG, Oxi-glutatyon; HO., Hidroksil kökü; LH, Lipid; L., LOO, LOOH, Kararsız lipit radikalleri ve hidroperoksitleri; LOH, Kararlı lipit (yağ asidi); MDHA, Monodehidro-askorbat; MDHAR, Mono dehidro-askorbat redüktaz; NE, Enzimatik olmayan reaksiyon; PHGPX, Fosfolipid-hidroperoksit glutatyon peroksidaz; SOD, Superoksit dismutaz (Sairam ve Tyagi, 2004).....	8
Şekil 2.2: SL analoğu GR24 ün kimyasal yapısı (Boyer ve diğ., 2014)	18
Şekil 3.1: Yüzey sterilizasyonu yapılmış ve nemli filtre kağıdı serilmiş petrilere dizilmiş tohumlar.....	23
Şekil 3.2: <i>Helianthus annuus</i> L. (ayçiçeği) fidelerinin iklim odasındaki gelişimlerinin izlenmesi.....	24
Şekil 3.3: <i>Helianthus annuus</i> L. (ayçiçeği) kotiledonlarındaki senesens derecesinin Ortalama Yeşil Alan % si cinsinden belirtilmesi	25
Şekil 4.1: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen <i>H. annuus</i> L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi	30
Şekil 4.2: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen <i>H. annuus</i> L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi	31
Şekil 4.3: %50 senesens anında ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarının taze ağırlıklarının kıyaslanması	33
Şekil 4.4: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki total klorofil miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması.....	35
Şekil 4.5: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki karotenoid miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması.....	37

Şekil 4.6: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki total protein miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması.....	38
Şekil 4.7: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki peroksidaz enzim aktivitesinin Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması.....	40
Şekil 4.8: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki MDA miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması	41
Şekil 4.9: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki prolin miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması	43

TABLO LİSTESİ

Sayfa No

Tablo 4.1: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen <i>H. annuus</i> L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi	29
Tablo 4.2: %50 senesens anında ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarının taze ağırlıklarının kıyaslanması	32
Tablo 4.3: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki total klorofil miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması	34
Tablo 4.4: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki karotenoid miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması	36
Tablo 4.5: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki total protein miktarı.....	38
Tablo 4.6: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki peroksidaz enzim aktivitesinin Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması	39
Tablo 4.7: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki MDA (Melondialdehit) miktarı.....	41
Tablo 4.8: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan <i>Helianthus annuus</i> L. fidelerinin kotiledonlarındaki prolin miktarı.....	42

SİMGE VE KISALTMA LİSTESİ

Kısaltmalar	Açıklama
AB	: Avrupa Birliği
ABA	: Absisik Asit
APX	: Askorbat peroksidaz
ASC	: Askorbat
BR	: Brassinosteroid
DHA	: Dehidroaskorbat
DHAR	: Dehidroaskorbat reduktaz
Fd	: Ferredoksin
GA	: Giberellin
GR	: Glutasyon reduktaz
GSH	: Kırmızı glutasyon
GSSH	: Oksi-glutasyon
HO.	: Hidroksil radikali
HSP	: Heat shock proteins (Isı-şok proteinleri)
IAA	: Oksin
JA	: Jasmonik Asit
L.,LOO.,LOOH:	Kararsız lipit radikalleri ve hidroperoksitler
LEA	: Late embryogenesis abundant proteins (Geç embriyonik bağımlı proteinler)
LH	: Lipid
LOH	: Kararlı lipit (yağ asidi)
MDA	: Melondialdehit
MDHA	: Mono dehidro askorbat
O.Y.A.	: Ortalama Yeşil Alan
PHÖ	: Programlanmış hücre ölümü (PCD Programmed Cell Death)
POD	: Peroksidaz
ROT	: Reaktif Oksijen Türleri
SOD	: Süperoksit dismutaz
TÜİK	: Türkiye İstatistik Kurumu Başkanlığı
USDA	: United States Department of Agriculture (ABD Tarım Bakanlığı)

ÖZET

YÜKSEK LİSANS TEZİ

TUZ STRESİNDE YETİŞTİRİLEN AYÇİÇEĞİ (*Helianthus annuus* L.) FİDELERİNDE GÖRÜLEN KOTILEDON SENESENSİ ÜZERİNE GR24 VE OKSİN'İN ETKİLERİ

Hümeysra ÖZEL

İstanbul Üniversitesi

Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Anabilim Dalı

Danışman : Dr. Öğr. Üyesi Serap SAĞLAM

İndol asetik asit (IAA) bitki büyümesini ve gelişimini kontrol eden bir bitki hormonudur. Sentetik bir strigolakton olan GR24 ise kimyasal yapısı ve bitki metabolizmasına etkisi nedeniyle son yıllarda yeni keşfedilmiş ve büyüme düzenleyici grubuna dahil edilmiştir. Senesens, bitkinin gelişim aşamasında bazı hücre, doku ya da organlarını kaybetmesinden ibaret olan programlanmış bir ölüm sürecidir. Senesens süreci, genetik ve hormonal olmak üzere endogen faktörlerden ve çeşitli stres koşullarından ibaret eksogen faktörlerden etkilenmektedir. Ortamdaki tuz miktarının artışı abiyotik stres koşullarından birini oluşturmaktadır. Tuz stresi bitkilerin büyüme ve gelişme sürecini toksik etki nedeniyle engellemekte, senesens sürecini de hızlandırmaktadır.

Bu çalışmanın amacı IAA ve GR24 ün, normal koşullarda ve tuz stresi koşulunda yetişen fidelerin kotiledonlarının senesens sürecine etkilerini incelemek ve senesens mekanizması hakkında bilgiler elde etmektir. Bu amaçla araştırmada, ülkemizde sıklıkla yetiştirilen ve kotiledondan başlayarak sırasal yaprak senesensi gösterme özelliğine sahip ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.) fideleri kullanılmıştır. Gelişmekte olan ayçiçeği fidelerinin bir grubu Hoagland çözeltisi ile sulanırken diğer gruba 150 mM NaCl (tuz) çözeltisi uygulanmıştır. Hoagland çözeltisi ile sulanan ve tuz stresine maruz kalan fidelerin bir kısmına yaprakların yüzeyine püskürtme tekniği ile eksogen olarak IAA, diğer yarısına da GR24 uygulanmıştır. Bu fidelerin kotiledonlarının senesens dereceleri yani yeşil alan yüzdeleri saptanmıştır. Hoagland ortamında gelişen fidelerin kotiledonlarındaki yeşil alan yüzdesi 50 olduğu gün, tüm

kotiledonlar hasat edilmiş, kotiledonların taze ağırlıkları, pigment içerikleri, total protein, malondialdehit (MDA) ve prolin miktarları, peroksidaz enzim aktiviteleri tespit edilmiştir.

Analizler sonucunda Hoagland ortamında yetişen fidelerin kotiledonlarında meydana gelen senesens genel olarak IAA ve kısmen GR24 tarafından teşvik edilmiş, tuz ortamında gelişen fidelerin kotiledonlarında ise belirgin bir şekilde IAA ve kısmen GR24 uygulaması senesensi geciktirmiştir. IAA in ve GR24 ün genel olarak tuzun toksik etkisini hafifletici etkiye sahip olduğu gözlenmiştir.

Tüm bu bilgilerin ışığında IAA ve GR24 ün senesens sürecindeki rolü araştırılmıştır. Senesensin geciktirilmesi halinde elde edilecek temel bilgilerin, tarım alanında sebze-meyve verimini artırmasına yardımcı olacağı düşünülmüştür.

Aralık 2019, 81. sayfa.

Anahtar kelimeler: GR24, Oksin, Tuz Stresi, Ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.), Kotiledon Senesensi

SUMMARY

M.Sc. THESIS

THE EFFECTS OF GR24 AND AUXIN ON COTYLEDON SENESCENCE in SUNFLOWER (*Helianthus annuus* L.) SEEDLINGS GROWN UNDER SALT STRESS

Hümeýra ÖZEL

İstanbul University

Institute of Graduate Studies in Sciences

Department of Biology

Supervisor : Assist. Prof. Dr. Serap SAĞLAM

Indole acetic acid (IAA) is a plant hormone that controls plant development and growth. GR24, a synthetic strigolactone, has recently been discovered and included in the growth regulator group due to its chemical structure and its effect on plant metabolism. Senescence is a programmed death process that involves the loss of some cells, tissues or organs of the plant during its developmental stage. The senescence process is affected by endogenous factors like genetic and hormonal, and exogenous factors that consist of various stress conditions. Increased salt content is one of the abiotic stress conditions. Salt stress prevents the growth and development process of plants due to toxic effects and accelerates the senescence process.

The aim of this study is to investigate the effects of IAA and GR24 on senescence of cotyledons of seedlings grown under normal and salt stress conditions and to obtain information about senescence mechanism. For this purpose, sunflower seedlings (*Helianthus annuus* L.), which are frequently grown in Turkey and have the characteristic of sequential leaf senescence starting from cotyledon, were used in the study. One group of developing sunflower seedlings was irrigated with Hoagland solution and 150 mM NaCl (salt) solution was applied to the other group. IAA was applied exogenously by spraying to the surface of some of the seedlings which were irrigated with Hoagland solution and exposed to salt stress, and GR24 was applied to the other half. Senescence degrees of cotyledons of these seedlings, ie green area percentages were determined. On the day when the green area percentage of cotyledons of seedlings grown in

Hoagland solution was 50, all cotyledons were harvested. After that fresh weight, pigment contents, total protein, malondialdehyde (MDA) and proline levels, peroxidase enzyme activities of cotyledons were determined.

As a result of the analysis, senescence in cotyledons of seedlings grown in Hoagland medium was generally encouraged by IAA and partly by GR24. The application of IAA to the cotyledons of seedlings grown in salt medium significantly delayed the senescence and the GR24 application partially delayed the senescence. IAA and GR24 have generally been shown to mitigate the toxic effect of salt.

In the light of all this information, the role of IAA and GR24 in the senescence process was investigated. It is thought that the basic information to be obtained if the senescence is delayed will help to increase the fruit and vegetable yield in agriculture.

December 2019, 81. pages.

Keywords: GR24, Auxin, Salinity Stress, Sunflower (*Helianthus annuus* L.), Cotyledon Senescence

1. GİRİŞ

Bitkiler en iyi şekilde gelişim için optimum koşullara ihtiyaç duyarlar. Bitkiler optimum koşullarda normal metabolik faaliyet gösterirken günlük ya da mevsimsel değişimler karşısında büyümelerine devam etseler bile; ani, arasıra ya da devamlı beklenmeyen bir koşula maruz kaldıklarında gelişimleri ve yaşam süreleri etkilenmektedir. Bitkide fizyolojik değişimler, çeşitli hastalıklar ve zararlar meydana gelmektedir (Shao ve diğ., 2008). Tüm bu koşulları yaratan faktörler “stres” olarak adlandırılmaktadır. Bitkilerin etkilendiği stres koşulları; hayvanlar, bitkiler ve mikroorganizmalar gibi canlıların oluşturduğu biyotik koşullar ve su, mineraller, gazlar, sıcaklık, radyasyon gibi çevre koşullarının oluşturduğu abiyotik koşullar olmak üzere 2 çeşittir (Larcher, 1995). Kuraklık ve mineral stresi, kullanılabilir alanları en çok etkileyen abiyotik stres koşullarının başında gelmektedir (Blum, 1986). Tuzluluğun oluşma nedenleri arasında ana kayaların ayrışması; iklimsel etmenler gibi doğal oluşumların yanı sıra tarım alanlarındaki yoğun ve hatalı sulama ile çeşitli tuzlara sahip yeraltı sularının toprak seviyesine kadar yükselmesi; toprak tuzluluğuna neden olan kimyasallarla kontaminasyon sayılabilir (Pessarakli ve Szabolcs, 1999; Munns ve Tester, 2008; Çulha ve Çakırlar, 2011)

Tuz (NaCl) bakımından zengin toprak alanlarının artması, bitki ve ekosistem için ciddi bir tehdit oluşturabilmekte; insan nüfusu artışıyla birlikte de tarımı tehlikeye atmakta ve besin ürünlerinin oranını kısıtlamaktadır. Toprakta fazla miktarda tuzun bulunması o toprakta yaşayan bitkiler için bir stres ortamı yaratmaktadır. Tuz stresi bitkilerde osmotik strese ve iyon stresine neden olmaktadır. Büyüme ve gelişmenin olumsuz yönde etkilenmesi şu koşullara bağlı olarak değişmektedir. Bunlar tuzun çeşidi ve düzeyi, stres koşulunun süresi, bitkinin genotipidir. Stres koşulları altında, su alımında bir azalma meydana gelmektedir. Ayrıca tuz stresi aşırı iyon alımına neden olabilmektedir (Murillo-Amador ve diğ., 2002).

Senesens, gen anlatımı ve hormonal sinyalleşme sayesinde ciddi katabolik değişiklikleri içeren önemli aktif bir süreçtir (Gan, 2007). Yaprak senesensi, tuz stresi altında yetişen bitkilerde görülen bir indikatördür ve bu süreç çeşitli bitki hormonları gibi çoklu sinyallerle düzenlenebilir.

Senesens tüm canlı organizmaların sahip olduğu evrensel bir özelliktir. Hücre ve dokuların fonksiyonlarının kademeli olarak bozulmasına neden olmaktadır. Bitkilerde görülen senesens

genellikle normal gelişimsel senesens süreci olarak tanımlanmaktadır. Bu süreçte hücre, doku ve organ boyutunda senesens gerçekleşmektedir. Tüm organizma seviyesinde görülen senesens ise bitki ontogenetik gelişiminin son aşamasında ölümüne yol açmaktadır.

Senesens görsel olarak kotiledonların ya da yaprakların sararması ile karakterize edilmektedir. Yaşa bağlı olarak besin maddelerinin mobilizasyonunu kapsayan yaşam döngüsünün bir aşamasıdır. Senesens esnasında fotosentetik aktivitesinin azalmasına bağlı olarak klorofil içeriği de düşüş göstermektedir. Ayrıca, protein miktarı azalmakta, RNA yıkımı da artmaktadır. Bitki gelişiminin son aşaması olan senesens, özellikle de tarımda önemli bir etkiye sahiptir. Senesensin geciktirilmesi büyüme periyodunun organize bir şekilde uzamasına, bu nedenle mahsul veriminin artışına neden olabileceği özelliğine sahiptir.

Bitki hormonları bitki büyümesinde, gelişiminde ve strese karşı direnç göstermede önemli rol oynayan çok düşük konsantrasyonlarda etkisini gösteren organik moleküllerdir. Fitohormon seviyeleri, yüksek dereceli epigenetik mekanizmalar ve spesifik çevreye bağımlı genlerin anlatımı gibi endogen faktörler ile sonbaharda kısa gün uzunluğu, kuraklık, donma ve yetersiz ışık gibi çevresel faktörler senesense neden olmaktadır (Guo ve Gan 2005; Ay ve diğ., 2014).

Senesens, karanlık (Kunz ve diğ., 2009), azot eksikliği (Criado ve diğ., 2007) ve diğer biyotik veya abiyotik stresler (Miller ve diğ., 1999) dahil olmak üzere çeşitli uygulamalar tarafından da başlatılabilir.

Strigolakton, son zamanlarda tanımlanmış olan bir fitohormondur ve bitki gelişiminde birçok işlevi vardır. Strigolaktonların yaprak senesensinin düzenlenmesinde etkisi bilinmekle birlikte (Woo ve diğ., 2001; Stirnberg ve diğ., 2002) moleküler etki mekanizması hakkındaki bilgiler hala çok yetersizdir. Sentetik aktif strigolakton olan GR24 ün, ağır metallerin bitkideki yer değişimini sınırlayarak toksisite etkisini hafiflettiği bildirilmiştir. Strigolakton üretimi N ve fosfor (fosfat) gibi bazı minerallerin eksikliğinde artmaktadır (Yamada ve diğ., 2014). Yapılan bir çalışma (Ueda ve Kusaba, 2015), strigolaktonun etilen etkisini artırarak yaprak senesensini arttırdığını göstermiştir.

Bu çalışmada indol-3-asetik asit (IAA) ve strigolakton (GR24) un ayçiçeği bitkilerinde tuz stresine bağlı olarak büyüme periyodu takip edilmiş ve tuz stresine dayalı kotiledon senesensinin hızı incelenmiş, IAA ve GR24 uygulaması yapılarak senesens dereceleri saptanmış ve biyokimyasal yöntemler kullanılarak senesense etkisi irdelenmiştir.

Bu amaçla 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarında görülen senesens derecelerinin tayini yapılmış ve taze ağırlık, fotosentetik pigment içeriği, total protein miktarı, peroksidaz aktivitesi gibi kantitatif ölçümler yapılmıştır. Bu ölçümler sonucunda önemli ölçüde azalma ve artışlar saptanmıştır. Tuz stresi koşulundaki bitkilerde oksidasyon kriterlerinde artış görülmüştür. Taze ağırlıktaki, fotosentetik pigmentlerdeki, protein miktarındaki azalma tuz stresine bağlıdır. IAA ve GR24 normal koşullarda (Hoagland) bu düşüşü hızlandırarak, tuz stresi altında bu düşüşü yavaşlatarak bu sürece katkı sağlamıştır.

Normal veya tuzlu koşullar altında IAA ve GR24 ile muamele, çeşitli metabolik işlemlerin yanı sıra büyüme ve iyileştirici etkiyi bir dereceye kadar tamamen ya da kısmen telafi edebilir. Normal şartlarda IAA+GR24 uygulamasıyla tuz stresi altında görülen malformasyonu hızlandırmış/hafifletmiş, bitki başına en yüksek verim elde edilmiştir.

Bu araştırmada, IAA ve GR24 uygulamasının, ayçiçeğindeki tuz kaynaklı senesens sürecinin azaltılmasında/hızlandırılmasında yararlı rol oynadığını ileri sürülmüştür. İyileştirici etkileri bitki hücresinin yapısının korunmasını sağlamıştır. Böylece, gelecekte küresel ısınma bağlamında tuz bakımından zengin topraklarda yetişecek bitkilerin biyolojik olarak elverişliliği ve toksisitesi en aza indirgenerek yüksek kaliteli bitki yetiştiriciliği ve üretimi uygun hale getirilerek desteklenecektir.

Özet olarak, çok sayıda kaynak bulunmasına rağmen senesensin oksin ile düzenlenmesi konusunda, oksinin rolü oldukça karmaşık görünmektedir. Bu nedenle hala yeni çalışmalara ihtiyaç vardır. Senesensin teşvik edilmesinde ya da engellenmesinde oksinin spesifik rolleri anlaşıldığında senesens mekanizması hakkındaki ciddi problem çözümlenmiş olacaktır.

Senesens alanındaki ilerlemeler, farklı organlardaki bitki düzenleyicileri tarafından senesensin ne zaman ve hangi şekilde koordine edildiğini ya da ayrıştırıldığını ortaya koymak amacını gütmektedir. Bu da bitki fizyolojisi araştırmalarının tekrar gözden geçirilmesi için güçlü bir kaynak sağlayacaktır.

2. GENEL KISIMLAR

2.1. AYÇİÇEĞİ HAKKINDA

2.1.1. Morfolojik Özellikleri

Papatyagiller (Asteraceae) familyasından olan ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.), tek uzun gövdesi ve büyük canlı renkteki çiçeği ile diğer bitkilerden dikkate değer ölçüde ayırt edilebilmektedir. Bitkinin boyu, çiçek büyüklüğü, çiçeklenme günü gibi özellikler bitkinin yetiştiği ortama göre değişiklik göstermektedir. Bitkinin aken (kapçık meyve) kısmı sofralık yağ, hayvan yemi ve insanlar için atıştırmalık çerez olarak kullanılmaktadır. Ayçiçeğinin rengi, taç yapısı, büyüklüğü estetik olarak bir değer taşıdığından dekorasyonda da tercih edilebilmektedir. Birçok önemli morfolojik karakter çevresel etmenlerden etkilenebildiğinden dolayı bitkinin optimum koşullarda yetiştirilmesi önem taşır.

Ayçiçeği gövdesi tipik olarak dalsızdır. Ticari olarak tohum üretimi için dallanmış tipler kullanılmaktadır. Kök büyüklüğü ve gelişimi bitki popülasyonu ve çevreden etkilenir. Bitkinin hasarlı olması veya terminal ucun gelişimin erken dönemlerinde zarar görmesi durumunda da dallanma etkilenebilir.

2.1.2. Ayçiçeği Üretiminin Dünyadaki ve Türkiye'deki Durumu

İki ana tür ayçiçeği mahsulü vardır. Türlerden biri yenilebilir tohumlar için yetiştirilirken diğer tür yağ için yetiştirilmekte ve çok daha fazla tarımı yapılmaktadır (Zoumpoulakis ve diğ., 2017). Yağlı tohumların üretiminde dünya geneline bakıldığında ayçiçeği, %22-50 oranındaki yağ içeriği ile önemli bir ham madde bitkisi olup 3. sırada bulunmaktadır. USDA verilerine göre 2017/2018 sezonunda dünyada 25.57 milyon hektar alanda 47.3 milyon ton ayçiçeği üretimi yapılmıştır. Dünyada pek çok farklı bölgede olan ayçiçeği üretimi kıyaslandığında Ukrayna 2017/2018 sezonu yağlı tohum üretiminde 15.5 milyon ton üretim ile birinci sırada yer almaktadır (Anonim, 2019)

Ayçiçeği ihracatında %26 ile Moldova birinci sırada iken tohum ithalatının %53,9 u AB ve Türkiye tarafından gerçekleştirilmiştir. Türkiye'de ayçiçeği yağı için olan üretim ağırlıklı olarak Trakya Bölgesi ve Konya'dadır. TÜİK ten alınan verilere göre 2016/2017 döneminde Türkiye'de ayçiçeği ekim alanı 720 bin hektar, ayçiçeği üretimi ise 1.671 milyon tondur.

Türkiye'de yağlık ayçiçeği üretiminde yaklaşık %20 lik pay ile Tekirdağ başta yer alırken, onu Edirne, Kırklareli ve Adana illeri takip etmektedir (Anonim, 2017).

Ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.), tohumunda bol miktarda yağ içeren, Türkiye'nin en önemli bitkilerinden biridir (Kaya ve diğ., 2006). Ayçiçeği üretiminin ve verimin en büyük engellerinden arasında kötü hava ve toprak koşulları yer almaktadır (Mwale ve diğ., 2003). Tohum çimlenmesinin önündeki önemli engel, Anadolu bölgelerindeki düşük yağışlı toprak tuzluluğudur (Kaya ve diğ., 2003). Toprak tuzluluğu, tohumun su alımını engelleyici dış osmotik potansiyel yaratması ve Na⁺ ile Cl⁻ iyonlarının çimlenecek olan tohum üzerindeki toksik etkileri nedeniyle tohumun çimlenmesini etkileyebilmektedir (Khajeh-Hosseini ve diğ., 2003). Bu etki hem inhibisyonundan hem de gecikmeli tohum çimlenmesinden ve fide oluşumundan ibarettir (Almansouri ve diğ., 2001).

2.1.3. Ayçiçeğinin Beslenmedeki Önemi

Dünyada yükselen nüfus, insan besin kaynaklarının da yetersizliğini beraberinde getirmektedir. Üretimin ve verimin yüksek olduğu bir tarım artık daha da önemli bir hale gelmiştir. Bitkisel yağlar ise sürdürülebilir önemli bir enerji kaynağıdır. Bitkisel bazlı yağlar kolesterol içermez, doymuş yağ içerikleri düşüktür ve çoklu doymamış yağlar bakımından zengindirler.

Ayçiçeği tohumlarından elde edilmiş olan ayçiçeği yağı hafif ve sağlıklı olmakla birlikte bolca E vitamini ve omega 6 içermektedir. E vitamini, cildi serbest radikallerden ve güneşin cildin erken yaşlanmasına sebep olan etkilerinden korumaya yardımcı olabilen bir antioksidandır (Burke ve diğ., 2000). İçeriğindeki oleik asit, sesamol, linoleik asitler de cilt dostudur. Yapılan bir hayvan çalışmasında ayçiçeği yağının tropikal uygulanmasının yaraların daha hızlı iyileşmesinde etkili olduğu bulunmuştur (Marques ve diğ., 2004). Bu etki, yara bakımı için faydalı olabilecek oleik içeriği nedeniyle olabilir (Lin ve diğ., 2018).

Ayçiçeğinin çekirdeği ayçiçeği bitkisinin meyvesi olarak kabul edilebilir (Zoumpoulakis ve diğ., 2017). Tohumlar bitkinin yaklaşık 30,5 cm çapında olabilen çiçek başlarından toplanır. Tek bir ayçiçeği kafası 2000 civarı tohum içerebilir. Ayçiçeği çekirdeği sağlıklı ve keyifli bir atıştırılmalıdır. 30 gram ayçiçeğinde çoğunluğu doymamış olan 14 gram yağ, 5,5 gram protein, 6.5 karbonhidrat, 3 gram lif bulunur (Anonim, 2018a).

Ayçiçeği çekirdekleri özellikle E vitamini ve selenyum ile doludurlar. Bunlar vücut hücrelerini kronik hastalıklara sebep olan serbest radikal hasarına karşı korumak için antioksidan olarak işlev görürler (Verhagen ve diğ., 2006). Ayrıca fenolik asitler ve flavonoidler de dahil olmak üzere içerdiği diğer bileşikler de faydalı birer antioksidan kaynaklarıdır (Guo ve diğ., 2017).

1.8 milyon tonluk ayçiçeği yağlı tohumu üretimi, Türkiye'nin yerel yağ tüketimini karşılamakta yetersiz kalmaktadır. Yağlı tohum açığını kapatma amacı ile Türkiye 2016 yılında 686 bin megaton ayçiçeği yağı, yaklaşık 1125 bin megaton da ayçiçeği çekirdeği ithalatı yapmıştır (Anonim, 2018b). Ayçiçeği bitkisi hem insan hem de hayvansal beslenme için Türkiye ekonomisine katkıda bulunan, istihdam yaratan, iç ve dış ticarete önemli rol oynayan başlıca yağlı tohum bitkilerinden biridir. Biyolojik ve fizyolojik kısıtlamalara dayanıklı ve / veya dirençli yüksek verimli üretimin artırılması gerekir. Ayçiçeği üretiminden alınan verimin artması ülkedeki ayçiçeği ürünlerindeki yetersizliği tamamlamada yardımcı olacaktır.

2.2. STRES

2.2.1. Tuz Stresinin Bitkiler Üzerine Olan Etkileri

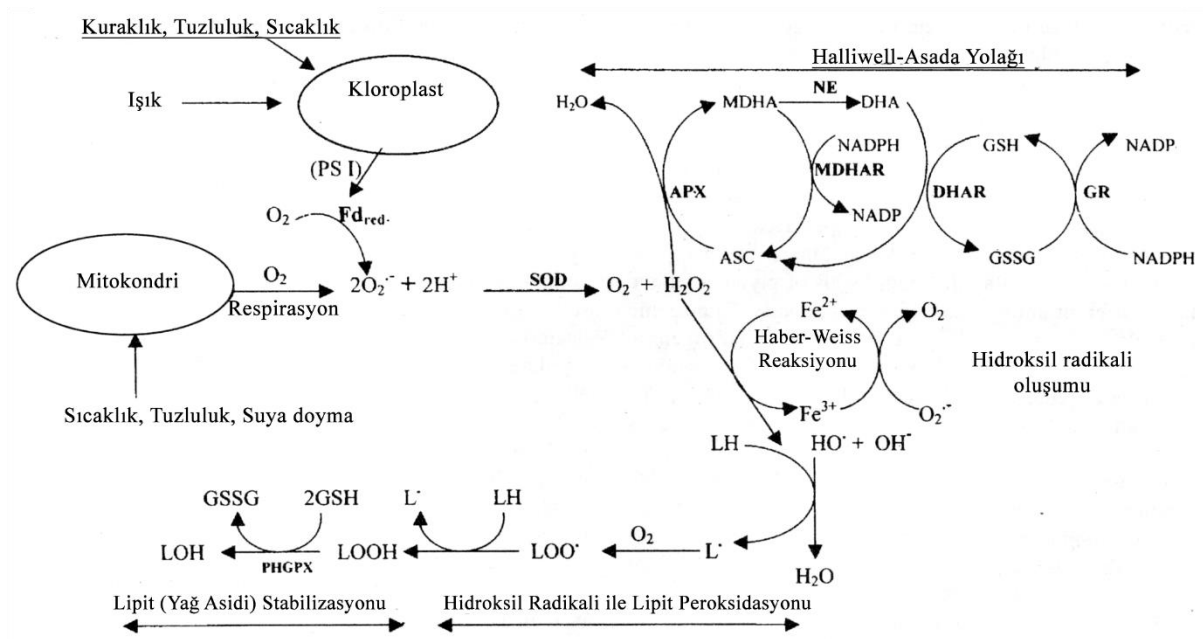
2.2.1.1. Organ Düzeyinde Etkileri

Tuz stresinin doku ve organlara olumsuz etkileri vardır. Sodyum potasyum dengesi özellikle yüksek bitkilerin büyümesinde ve gelişmesinde önemli bir rol oynar (Cramer ve diğ. 1987). Potasyum mikro besin maddesi, membran potansiyeli, turgorun korunması, enzim aktivasyonu, stoma hareketi, ozmotik basıncın düzenlenmesi de dahil olmak üzere pek çok fizyolojik süreç için önem taşımaktadır (Golldack ve diğ., 2003; Yadav ve diğ., 2019). Yapraklardaki yüksek K^+ / Na^+ oranı genellikle yüksek tuz toleransı belirleyicisidir. Köklerin bitkinin besin ve tuz alımlarını kontrol etmesi onları tuz toleransında kilit bir role sokmaktadır. Kökler tuzlu ortama direkt maruz kalmalarına rağmen, tuza karşı büyümeleri sürgünlere göre daha az hassastır (Munns, 2002). Yapraklarda gözlenen tuz stresi etkileri çoğunlukla yaprakların klorofil kaybetmesi ve nekroz ile sonuçlanmıştır. Orta ve yüksek tuzluluk oranları sürgün uzunluğunu olumsuz yönde etkilemektedir (Zahra ve diğ., 2017).

2.2.1.2. Hücre Düzeyinde Etkileri

Tuz stresinin hücre çeperine, hücre zarına olumsuz etkisi mevcuttur. Hücre çeperi, bitki hücrelerinin en dışında bulunan, hücre sitoplazmasından sağladığı polisakkaritler ve polimerlerden oluşan, hücrenin şeklini veren ve koruyan, komşu hücrelerle haberleşme sağlayan kısımdır. Tuz stresine maruz kalan bitki hücrelerinde biriken Na^+ , hücre çeperinin yapısında bulunan pektinin iyonik bağlantılarını bozarak çeperin görevini yerine getirmesini engellemektedir (Rengel, 1992).

Hücre zarı, çift fosfolipid tabakasına gömülü proteinlerden oluşan seçici geçirgen bir zardır. Hücre zarındaki lipidler, proteolize karşı koruma sağlayan olefinik çifte bağlar bakımından zengindir. Tuz stresi, lipoksigenaz enzim aktivitesini artırarak lipid kompozisyonunun değişimine neden olmakta, bu değişiklik membran yapısının, akışkanlığının ve geçirgenliğinin bozulmasına neden olmaktadır (Huang, 2006). Diğer yandan olefinik bağlar, tuz stresinin neden olduğu oksidatif saldırıların ana hedeflerinden biridir ve bu nedenle stres koşulunda lipid oksidasyonu oluşumu görülür (Parida ve Das, 2005). Tuz stresıyla serbest duruma gelen steroller, fosfolipitteki yağ asidi zincirleri ile etkileşime girmekte ve bu sebepten ötürü hücre zarının akışkanlığının azalmasına neden olmaktadır (Reddy ve Iyengar, 1999).



Şekil 2.1: Süperoksit radikalının, hidrojen peroksitin ve hidroksil radikali ile indirgenen lipid peroksidasyonun ve glutatyon peroksidaz yollu yağ asiti stabilizasyonunun üretimi ve temizlenmesi. APX, Askorbat peroksidaz; ASC, Askorbat; DHA, Dehidroaskorbat; DHAR, Dehidroaskorbat redüktaz; Fd, Ferredoksin; GR, Glutatyon redüktaz; GSH, Kırmızı glutation; GSSG, Oxi-glutation; HO., Hidroksil kökü; LH, Lipid; L., LOO, LOOH, Kararsız lipid radikalleri ve hidroperoksitleri; LOH, Kararlı lipid (yağ asidi); MDHA, Monodehidro-askorbat; MDHAR, Mono dehidro-askorbat redüktaz; NE, Enzimatik olmayan reaksiyon; PHGPX, Fosfolipid-hidroperoksit glutatyon peroksidaz; SOD, Superoksit dismutaz (Sairam ve Tyagi, 2004)

Tuz stres koşulu bitkilerde büyüme ve gelişimin engellenmesine, duyarlı türlerde fotosentezde, solunum ve protein sentezinde azalmaya neden olmaktadır (Ahmad ve diğ., 2019; Parida ve Das, 2005; Tuteja, 2007; Munns ve Tester, 2008; Hussain ve diğ., 2013; Mustafa ve diğ., 2014). Özellikle kloroplast ve mitokondrideki süperoksit anyonu, hidrojen peroksit ve hidroksil radikalleri gibi reaktif oksijen türlerinin (ROT) üretimi, bitkilerde tuzluluğun neden olduğu oksidatif hasarın önemli bir göstergesidir (Masood ve diğ. 2006). ROT'nin zararlı etkilerini indirmek amacıyla bitkiler, nükleik asidi, proteinleri ve membran lipidlerini koruyucu antioksidan enzimler kullanmaktadır (Prochazkova ve Wilhelmova, 2007; Munns ve Tester, 2008). Metabolik toksisite ve ROT nin neden olduğu membran yapısının ve permeabilitenin bozulması, ince yapıların bozulması, bitki içerisinde besinlerin azalması, tuzluluk stresine maruz kalan bitkilerde daha katastrofik (felaket) olayları başlatan faktörlerdir (Zhu, 2000; Cost ve diğ., 2005).

Doğada 600'den fazla çeşidi mevcut olan karotenoidler, bitkilerde ve mikroorganizmalarda bulunmaktadır. Bitki metabolizmasında metal toksisitesine bağlı oksidatif stres toleransında antioksidan olarak önemli bir role sahip olan karotenoidlerin seviyesi artmaktadır. Bu artışların stres savunmasındaki etkinliklere bağlı olduğu ileri sürülmüştür (Collins, 2001; Mittler ve Zilinskas, 1992).

2.2.1.3. Organel Düzeyinde Etkileri

Abiyotik stres altında kalan bitkide aşırı üretilen ROT; lipitler, proteinler ve nükleik asitlerde oksidatif hasarlara neden olurken, savunma yanıtı için gen ve protein ifade seviyeleri değişip fizyolojik tepkilere neden olmaktadır. Abiyotik stres altında fonksiyonları etkilenen başlıca organeller çekirdek, mitokondri, kloroplast, peroksizom, plazma zarı ve hücre duvarıdır. Bu organellerin ROT kaynağı olma potansiyelleri yüksektir. Hücre içindeki organeller ve kompartmanlar, stres durumundaki etkileşimleri ve birincil savunma tepkisini temsil eder. Reseptör proteinlerin çoğu plazma membranında yer aldığından hücre zarı doğrudan stres algılamasında rol oynamaktadır (Komatsu ve diğ., 2006). Ayrıca hücre duvarında antioksidan enzimlerin (APX, SOD) konsantrasyonunun yükseltilmesi organel seviyesindeki savunma sisteminin varlığının önemli bir kanıtıdır (Pandey ve diğ. 2010; Bhushan ve diğ. 2007).

2.2.2. Tuz Stresi ile Gen Anlatımının İndüklenmesi

Gen anlatımları stres koşulları altında artmaktadır. Genlerin anlatımı ile oluşan yeni ürünler yani moleküller farklı görevlere sahiptir. Bu görevlerden birisi, çevresel streslere karşı koruyucu rol oynayan efektör moleküller; diğeri, strese karşı cevap oluşumunda sinyal iletimini ve gen anlatımlarını düzenleyen regülatör moleküller (iyon taşıyıcılar, proteinler, protein kinazlar, fosfolipazlar, transkripsiyon faktörleri) dir (Seki ve diğ., 2003; Wu ve diğ., 2005).

Yine efektör molekül olan geç embriyogenez (LEA) proteinleri tuz oranı yüksek ortamda ya da diğere stres koşulları altındayken vejetatif dokularda, normal ortamlarda ise genellikle bitkinin tohumlarında birikmektedir (Hundertmark ve Hinch, 2008). LEA proteinlerinin (Sairam ve Tyagi, 2004) çoğu %6'dan fazla glisin ile aminoasiti içermekle birlikte sistein ve triptofan aminoasitleri miktarları düşüktür (Battaglia ve diğ., 2008). LEA proteinleri, zar yapısının korunmasını ve yapısı bozulan proteinlerin tekrar yapısal bütünlüğünü kazanmasını sağlamaktadır (Wise ve Tunnacliffe, 2004). Tuz stresine maruz kalan bitki hücrelerinde ısı şok proteinlerinin (HSP) sentezinin arttığı da tespit edilmiştir (Gorovits ve Czosnek, 2008).

Tuz stresi, transkripsiyon faktörlerini kodlayan genlerin anlatımını harekete geçirerek ilk cevap oluşumuna neden olan genlerin anlatılmasına neden olmaktadır. Yani, tuz stresi benzeri abiyotik stres koşullarında transkripsiyon faktörlerini kodlayan genlerin aktivitesi artmakta ve sentezlenen bu faktörler stresin teşvik ettiği genlerin anlatımını sağlar (Hasegawa vd., 2000). Yapılan birçok araştırmada, cevap olarak oluşan proteinlerin de dahil olduğu çözünebilir protein miktarının tuz stresine maruz kalan bitkilerde protein çeşidine bağlı olarak arttığı (Thomas ve Bohnert, 1993; Yamada ve diğ., 2002; Pi ve diğ., 2009) azaldığı (Sousa ve diğ., 2003; Yıldız ve Terzi, 2008) ya da değişmediği (Ashraf, 1994; Ashraf ve Fatima, 1995) ifade edilmiştir.

Ashraf ve Harris (2004) proteinlerin tuz tolerans belirteçleri olarak kullanılmasının, bitkinin türüne ve çeşidine bağlı olduğuna işaret etmiştir.

2.2.3. Tuzluluğun Neden Olduğu Bitki Hormonlarının İndüksiyonu

Bitkiler, doğadaki çeşitli abiyotik streslere maruz kalır. Tuz stresine maruz kalan bitkiler morfolojik, hücresel, anatomik ve fizyolojik değişiklikleri içeren karmaşık tepkiler göstermektedir. Fitohormonların, bitkilerin farklı ortamlara adapte olmaları için, büyüme, gelişme, besin dağılımına etki ederek hayati rol oynadıkları bilinmektedir. Bununla birlikte, fitohormonların tuzluluğa adaptasyona yol açan fizyolojik tepkilerin modüle edilmesinde kritik olan en önemli endogen maddeler olduğu ve sinyal moleküller olduğu düşünülmektedir.

Bitkilerde büyüme ve gelişme, absisik asit (ABA), gibberellinler (GA), etilen, oksinler (IAA), sitokininler ve brassinosteroidler (BR ler) gibi çeşitli hormonların aktivitesi ile koordineli bir şekilde düzenlenmektedir. Bu hormonlar birçok fizyolojik ve biyo-kimyasal süreci kontrol etmektedir (İqbal ve diğ., 2014). Son yıllarda poliaminler, nitrik oksit (NO) ve strigolakton gibi yeni bileşikler de bu listeye eklenmiştir (Gray 2004). Bu hormonlar, çevresel uyarıcılara ya da genetik olarak programlanmış gelişimsel değişikliklere verilen yanıtları düzenlemek için sentez bölgelerine yakın ya da uzak bir şekilde etki edebilmektedir (Davies 2004).

Tuz stresine maruz kalan fidelerde, hormon biyosentezlerinde yer alan genlerin anlatımında değişiklikler meydana gelmekte ve fitohormon seviyesinde dalgalanmalar oluşmaktadır. Absisik asit, IAA, sitokininler, gibberellik asit, salisilik asit, brassinosteroidler, jasmonatlar, etilen ve triazollerin, stres ortamında yetişen bitkilerin tepkilerinde rol oynadıkları

bilinmektedir (Fahad ve diğ., 2015). Bitki tuza maruz kaldığında fitohormonlar yoluyla sinyal iletim basamakları tetiklenmektedir.

Eyidogan ve diğ. (2012) de, abiyotik streslerin spesifik koruyucu mekanizmaları destekleyebilen stres hormonlarının yanı sıra, üretimde, dağıtımda veya sinyal iletimlerinde de değişikliklere neden olduğunu ifade etmiştir. Stres faktörünün sinyal olarak algılanmasının ardından bitki hormonları sinyal iletim yolu basamaklarını tetiklemektedir (Harrison, 2012).

IAA bitkilerde tuzluluğa yanıt vermektedir (Iqbal ve diğ. 2014). Oksin sinyali ve tuz stresi arasında bir bağlantı saptanmıştır (Jung ve Park, 2011). Tohumlarda, tuzlu koşullarda tohum çimlenmesi sırasında oksin sinyali içeren bir membrana bağlı transkripsiyon faktörü (NTM2) tarafından modüle edilmektedir. Nitekim, Park ve diğ. (2011) de, tuzlu koşullardaki sinyalleşme yoluna, NTM2'nin transkripsiyon faktörü olarak IAA30 geninin aşırı anlatımına aracılık ettiğini bildirmiştir. Ancak yine de tuzlu koşullara maruz kalan bitkilerde IAA seviyeleri ile tuz stresinin azaltılmasındaki IAA'nın rolü arasındaki ilişki hakkında çok az bilgi vardır (Javid ve diğ. 2011). Tuzluluk gibi birçok abiyotik stresler, IAA metabolizmasını ve dağılımındaki değişiklikler nedeniyle IAA homeostazını etkileyebilmektedir. Ayrıca, abiyotik streslere cevap olarak ROT üretimi de oksin yanıtını etkileyebilmektedir (Schopfer ve diğ. 2002).

2.3. SENESENS

Senesens, yıkıcı karaktere sahip olmakla birlikte belirli bir sırayı takip eden ve tam olarak kontrol edilen bir süreçtir. Programlanmış hücre ölümünden (PHÖ) genellikle tam olarak ayrılamaz. Senesens ve PHÖ iki ayrı süreç olmasına rağmen senesensten sonra meydana gelen PHÖ ile iç içe geçmektedir. PHÖ sadece tek hücrenin ölümünden sorumludur. Barlow'a göre (1982), hücreler önceden belirlenmiş bir zamanda ve yerde ölmekte, hücre ölümü tüm organizmanın hayatta kalmasını sağlamak ve ölüm hakkındaki bilgiler genetik materyalde kodlanmaktadır.

Senesensten sorumlu hücre ölümüne, diğer PHÖ türlerine benzer şekilde sitolojik, fizyolojik ve moleküler seviyelerde sayısız değişiklik eşlik etmektedir. Bu değişiklikler, fitohormon seviyelerindeki dalgalanmalar ve spesifik genlerin aktivasyonu yoluyla hücresel yapının bozulma işlemlerini başlangıcına odaklanmaktadır. Birçok durumda senesens, ölüme yol açan programın başlatılmasından sonra başlar (van Doorn ve Woltering, 2004).

Hücre yapısının bozulması genetik olarak programlanmaktadır. Fitohormonlar/bitki düzenleyicileri, bitki organlarının senesensinin düzenlenmesine büyük ölçüde katkıda bulunmaktadır. Oksinler ve karbonhidratlar senesens düzenlenmesinde ikili bir rol üstlenmekte ve senesens sürecini hem engelleyebilmekte hem de uyarabilmektedir.

Hücrede meydana gelen senesens senkronize değildir. Vaskular dokularla taşınan besin maddelerinin mobilizasyonu için vaskular dokuları çevreleyen bitişik hücreler, daha sonra senesense uğramaktadır (Gan ve Amasino 1997).

2.3.1. Senesens Sırasında Meydana Gelen Biyokimyasal Değişimler

Yaprak senesensi karbon asimilasyonunu kısıtlayan, bitki büyümesini engelleyen ve verimi düşüren bir süreçtir (Gay ve Thomas, 1995; Thomas ve Howarth, 2000). Gen haritası çıkarılan model bitki *Arabidopsis thaliana* da bitki senesens sürecinde oksidatif stresin rolü kapsamlı bir şekilde ortaya konmuştur. Fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler seviyelerde ayrıntılı olarak incelenmiştir (Dangl ve diğ. 2000; Juvany ve diğ. 2013; Quirino ve diğ. 2000). Senesense uğrayan yapraklarda ve yaşa bağlı olarak organlarda oksidatif stresin arttığı tespit edilmiştir. Tüm bitkinin senesense uğraması ve tohum üretimi ile süreç tamamlanmaktadır.

Senesense uğrayan bitki organlarında pigmentasyona bağlı renk değişiklikleri ve morfolojik değişiklikler meydana gelmektedir. Bu değişikliklerin yanı sıra senesensli dokuların su kaybı ve iyonların sızması, reaktif oksijen türlerinin oluşması (ROT), akışkanlık ve lipid peroksidasyonu gibi biyokimyasal değişiklikler de izlenmektedir (Tripathi ve Tuteja 2007). Sonlara doğru fosfolipaz D, fosfatidik asit fosfataz, litik asil hidrolaz ve lipoksijenaz gibi lipit yapısını bozan enzimlerin aktivitesi artmaktadır (Thompson ve diğ. 1998, 2000).

Yaprak gelişimi sırasında yaprak hücreleri, ribuloz bifosfat karboksilaz (rubisco), klorofil-a / b bağlayıcı protein (CAB) ve yaprak proteinlerinin %70 inden fazlasını içeren diğer kloroplast proteinleri biriktirmektedir (Lim ve diğ., 2007).

Ayrıca, proteinlerin hidrolizinde yer alan enzimlerin aktivitesi hızlanarak amino asitlerin miktarı da artmaktadır (Lim ve Nam 2007).

Guo ve diğ. (2004), *Arabidopsis thaliana*'da yaprak senesensinin transkriptomik çalışmalarını gerçekleştirmiş ve protein parçalanmasında yer alan sistein proteaz ve beraberinde birçok

enzimin anlatımının etkilendiğini saptamıştır. Senesensin başlangıcında RNaz aktivitesinin artması sonucu yapraktaki toplam RNA seviyesi hızla azalmaktadır. Bunun nedeni ilk önce kloroplastik ve sitoplazmik rRNA'nın bozulmasıdır (Wagstaff ve diğ. 2003; Yamada ve diğ. 2006a, b; Lim ve Nam 2007).

Kısacası bitki gelişiminin son aşaması olan senesensin, özellikle biyokimyasal reaksiyonlar sayesinde uzun büyüme periyotlarına bağlı artan mahsul verimi açısından tarım üzerinde önemli bir etkisi vardır.

2.3.3. Senesens Hakkında İleri Sürülen Hipotezler

Bitkilerde senesensin farklı şekillerde meydana gelmesine dayalı olarak farklı hipotezler ileri sürülmüştür. Bunlardan birisi “Besin Boşalımı Hipotezi” diğeri ise “Senesens Sinyal Hipotezi”dir.

2.3.3.1. Besin Boşalımı Hipotezi

Bu hipoteze göre senesensin nedeni, reproduktif gelişmeye bağlı olarak senesens meydana gelen hücrelerden boşaltılan maddelerin başka hücreler tarafından besin maddesi olarak kullanılmasıdır (Leonard, 1962; Noodén ve Leopold, 1988). Besinler çoğunlukla vegetatif kısımlardan gelişmekte olan reproduktif kısımlara (sink) doğru taşınmaktadır (Noodén ve diğ., 1997). Sağlam ve Okatan (1990) *Helianthus annuus* (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonları hariç tüm yapraklarını ve apikal ucunu karanlıkta bırakarak kotiledonları fotosentez yapan tek organ haline getirmiş besin üretemeyen tüm kısımlarına kotiledonlardan madde taşınması sonucu erken senesensin yerine senesensin geciktiğini tespit etmiştir. Bu sonuç, besin boşalımına karşı senesens sinyali hipotezini destekler niteliktedir.

2.3.3.2. Senesens Sinyali Hipotezi

Bir grup araştırmacı, gelişmekte olan organlar ve apikal meristem dokusu tarafından üretilen bir sinyalin, hedef hücrelere taşınarak senesense neden olduğunu göstermiştir (Okatan ve diğ., 1981; Noodén ve Murray, 1982). Günümüzde birçok araştırmacı tarafından sinyal hipotezi desteklenmesine rağmen, senesens sinyalinin kimyasal yapısı hala aydınlatılamamıştır.

2.3.4. Senesensi Etkileyen Faktörler

Senesens sadece gelişim evresi tarafından kontrol edilmez aynı zamanda genç bitkilerde bile çeşitli iç ve çevresel faktörlerden etkilenmektedir. Başlıca çevresel faktörler ışık, sıcaklık, kuraklık, patojen atağı ve toprak besin eksikliğidir (Lim ve diğ., 2007). Yaprak senesensinin düzenlenmesinde bitki hormonları, bitki gelişimini etkileyen endogen faktör olarak işlev görmektedir (Woo ve diğ., 2019). Sitokininler yaşlı organlarla genç kısımlar arasındaki besin remobilizasyonunu kontrol etmektedir. Etilen, jasmonik asit, salisilik asit ve absisik asit, yaprak senesensinde pozitif düzenleyiciler olarak görev almakta, özellikle sitokininler yaprak senesensini güçlü bir şekilde inhibe etmektedir (Jibran ve diğ., 2013). Bazı SL-eksik ve SL-duyarsız mutantlarda yaprak senesensinin geciktiği görüldüğü için strigolaktonların yaprak senesensini düzenlediği ifade edilmiştir (Snowden ve diğ., 2005; Hamiaux, 2012).

2.3.5. Bitki Hormonlarının Senesens Üzerine Etkisi

Bitki hormonlarının hücre bölünmesi, hücre genişlemesi, çimlenme, çiçeklenme gibi bitki gelişiminin birçok yönündeki rolü hakkında ayrıntılı bir şekilde çalışılmış olmasına rağmen, hormonların senesens sürecindeki uygulamaları hakkında hala çok az şey bilinmektedir. Çok yıllık bitkilerde yaşlanma sırasında oksin ve sitokinin düzeylerindeki değişikliklerin meydana geldiği gösterilmiştir. Senesens olayında bitki hormonları kilit rol oynamaktadır. Eksogen olarak uygulanan absisik asit (ABA) ile etilen hormonlarının (Zeevaart ve Creelman, 1988; Grbic ve Bleecker, 1995; Weaver ve diğ., 1998) yanısıra stres koşulunda artan büyüme maddelerinden jasmonik asit (JA) de senesens sürecini önemli derecede hızlandırmaktadır. Jasmonik asit ile ilgili yapılan birçok çalışma JA in, senesens sürecinin pozitif düzenleyicisi olduğunu gösterse de düzenlemeye katılımı hakkında bilgiler hala yetersizdir (Taylor ve Whitelaw, 2001; Selmann ve diğ., 2010a,b). Jasmonatların senesens üzerine etkisi incelenmiş, *Artemisia absinthium*'dan izole edilmiş olan bir bileşiğin yulaflarda (*Avena sativa*) hızlı bir şekilde klorofil kaybına neden olduğu tespit edilmiştir (Ueda ve Kato 1980). *A. thaliana* daki senesens süreci incelenmiş, senesense uğramayan yapraklarla karşılaştırıldığında senesense uğrayan yapraklarda dört kat daha yüksek seviyelerde jasmonat olduğu görülmüştür (He ve diğ. 2002).

Senesensin kontrolünde rol oynayan hormonlardan birisi absisik asittir. ABA, senesens sürecinin pozitif bir düzenleyicisidir. Eksogen ABA'nın uygulanması yaprakların ve çiçeklerin

senesensini hızlandırmıştır (Lim ve diğ. 2007; Wilkinson ve diğ. 1997). *Arabidopsis thaliana* üzerinde yapılan çalışmalar sonucunda, senesense uğrayan yapraklarda, ABA'nın biyosentezinde yer alan enzimleri kodlayan genlerin anlatımında önemli bir artış olduğu saptanmıştır (Buchanan-Wollaston ve diğ. 2005). Ayrıca ABA in, SAG113 dahil olmak üzere genel olarak SAG genlerinin anlatımını düzenlediği belirtilmiştir (Zhang ve diğ. 2012).

Etilen senesens süresini belirleyen ve düzenleyen temel faktördür. Yaprak senesensinin düzenlenmesinde etilenin etkili olduğu ancak senesensin başlama nedeninin olmadığı düşünülmektedir. Bu bağlamda bitkilerde senesensin düzenlenmesi henüz tam olarak anlaşılmamıştır (Shibuya ve diğ. 2013). Çiçek senesensi esnasında, 1-aminosiklopropan-l-karboksilik asidin (ACC) (van Doorn ve Woltering 2008) anlatımına etilen üretiminde (O'Neill 1997) artışın eşlik ettiği tespit edilmiştir. Etilene duyarlılar mutant 1 (*etr1*) ve etilene duyarlı mutant 2 (*ein2*) larda senesens gecikmiştir (Bleecker ve diğ., 1988; Chao ve diğ., 1997). Bunun yanında sitokinin seviyelerinin senesensi geciktirdiği, yaprak senesensi sırasında seviyesinin azaldığı bilinmektedir (Noodén ve diğ., 1990). Sitokininlerin tütün, petunya ve marulda yaprak senesensini geciktirdiği gösterilmiştir (Gan ve Amasino, 1995; McCabe ve diğ., 2001; Chang ve diğerleri, 2003; Rivero ve diğerleri, 2007). Sitokininler senesensin negatif düzenleyicileridir (Sabater & Rodriguez, 1978). Çünkü sitokininlerin azalması, yapraklardaki klorofil kaybını azaltmaktadır. Senesensin düzeni üzerine sitokininlerin etkisinin moleküler mekanizmaları hala tam olarak aydınlatılamamıştır. Yine de yapılan deneyler yaprak senesensi sırasında sitokininlerin; flavonoid sentezi, arginin ve prolin metabolizması ve RNA yıkımı gibi çeşitli metabolik yollarla ilişkisi olan birçok genin anlatımını düzenleyebileceğini göstermiştir. (Zhao ve diğ. 2013).

2.3.6. Senesensin Genlerle Düzenlenmesi

Senesens, gen anlatımında meydana gelen önemli değişiklikler ile de karakterize edilmektedir. Senesens programının indüksiyonu, spesifik katabolik enzimleri ve transkripsiyon faktörlerini kodlayan genleri kapsayan Senesens İlişkili Genler (SAG'ler) tarafından düzenlenmektedir. ABA, JA ve etilen hormonları tarafından teşvik edilen yaprak senesensi, bazı SAG'lerin anlatımının indüklenmesi ile karakterize edilmektedir. Diğer taraftan sitokininin senesensi geciktirmesi, bazı SAG'lerin indirgenmiş anlatımı ile karakterize edilmektedir (Weaver ve diğ., 1998).

Oksinin senesens düzenindeki rolü, sitokininler, ABA ve etilen kadar belirgin değildir. Dışsal oksin uygulanması, SAG12'nin transkripsiyonunu baskılamaktadır (Noh ve Amasino, 1999). Oksin-duyarlı transkripsiyonun oksin cevap faktörü olan ARF2 ve ARF1 baskılayıcılarının mutasyonu, senesensi ve SAG12 anlatımını geciktirebilmektedir (Ellis ve diğ., 2005; Okushima ve diğ., 2005; Lim ve diğ., 2010). Yapılan bir çalışmada *Arabidopsis thaliana* YUCCA flavin monooksijenaz proteinleri ailesinin, oksin biyosentezinde hız sınırlayıcı bir aşamayı katalize ettiği ifade edilmiştir (Kim ve diğ., 2011). Bu araştırmada yuc6-1D, yuc1-ox genlerinin aşırı anlatımları durumunda, yabancı tip yapraklardan daha yavaş senesense uğradığı belirtilmiştir. Yabancı tipte Fotosistem II veriminin kademeli olarak azaldığını ve SAG12, NAC1 ve NAC6 gibi senesens belirteci genlerinin transkripsiyonu ile senesens sürecinin kademeli olarak devam ettiğini belirten bu çalışma; oksinin senesens ile ilişkili genlerin anlatımını doğrudan doğruya ya da dolaylı olarak düzenleyerek senesensi geciktirdiğini öne sürmektedir. Kısacası oksin seviyesinin senesens ile negatif korelasyon gösterdiğini ortaya koymuştur.

2.3.7. Tuz Stresi ile Senesens Arasındaki İlişki

Senesens, bitkinin içsel yaşına bağlı mekanizmalar ile çevresel faktörleri koordine eden kapsamlı sinyalleşme sinyallerinden kaynaklanmaktadır. Senesens sırasında büyüyen ve olgunlaşan yapraklarda biriken besinler, genç ve / veya gelişmekte olan bitki kısımlarına, genç yapraklara, meyvelere, çiçeklere veya depolama organlarına taşınır. Bu taşınma işlemi besinler yaşlı yapraklardan alınana kadar devam eder (Hörtensteiner ve Feller, 2002). Bu nedenle yaprak senesensi bitkinin sağlığı için kritik bir süreçtir. Senesensi başlatan ve sürdüren sistemleri anlamak ve tanımlamak, ekonomik açıdan da önem taşımaktadır. Senesens programının çeşitli belirteçleri arasında yer alan ROT özellikle son birkaç yıl içerisinde çok dikkat çekmiştir. ROT, çiçeklenme, senesens ve kök gelişimi de dahil olmak üzere pek çok gelişimsel ve fizyolojik sürecin temel bileşenlerinden biri olarak kabul edilmektedir (Mittler ve diğ., 2004). Her ne kadar yaprak senesensi genetik olarak yönetiliyor olsa da sıcaklık, kuraklık, soğuk, tuz stresi gibi abiyotik faktörler de senesensi başlatan veya yaşlanmayı hızlandıran etkenlerdendir (Parlitz ve diğ., 2011). Tuzluluk faktörü de bitkinin senesensini hızlandıran, böylece ürün verimini etkileyen en önemli çevresel streslerden biridir. Bitkiler doğal ortamlarında bu gibi pek çok strese maruz kalırlar ve hareket yetenekleri olmadığından dolayı çevre ortamına uyum sağlamaya çalışırlar. Örneğin bitkisel büyümeyi hızlandırma, hızlı bir şekilde üreme evresine geçme gibi davranışlarda bulunabilirler. Stres kaynaklı bu gelişimsel değişiklikler, gelişimsel

senesens programı ile düzenleyici abiyotik stres cevaplarının karmaşık bir entegrasyonunu gerektirmektedir.

2.4. INDOL ASETİK ASİT (IAA)

2.4.1. Keşfi, Tanımı ve Kimyasal Yapısı

Oksin faaliyetleri ilk olarak 1872'de (Ciesielski) köklerin büyüme tepkilerinin ortaya konması ile tespit edilmiştir (Darwin, 1880). İlk bitki hormonu keşfi olan "oksin" in anlamı Yunanca "büyütmek" anlamına gelen auxein kelimesinden kaynaklanmaktadır. Daha sonra kimyasal analizler sonucu Went (1927; 1928) Kogel ve Kostermans (1934) ve Thimann (1935) tarafından indol-3-asetik asit'in kimyasal yapısı tespit edilmiştir.

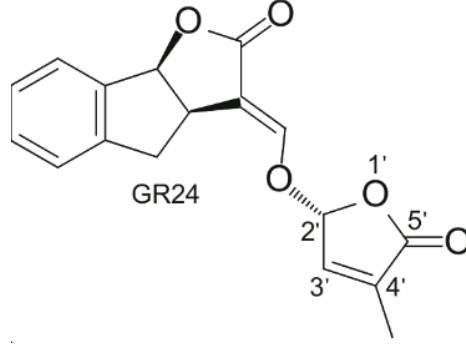
2.4.2. IAA'nın Fizyolojik Etkileri

IAA'nın bitki büyüme ve gelişmeye etkileri geniş çapta kabul görmesine rağmen bitkinin strese verdiği tepkiyi yöneterek stresli koşullar altında büyümeyi koordine edebilmektedir (Eyidogan ve diğ. 2012).

2.5. STRIGOLAKTONLAR

2.5.1. Keşfi, Tanımı ve Kimyasal Yapısı

Strigolaktonlar (SL), bir trisiklik laktondan (ABC halkası) ve hidroksimetil bütenolitten oluşan bir terpenoid lakton grubudur (Şekil 2.2). 'Strigolakton' adı, parazitik yabani ot olan Striga (Cook ve diğ., 1966) türlerinde tohum çimlenmesini uyarıcı bileşik olarak tanımlanmıştır. Strigolaktonlar (SL'ler), çeşitli organizmalarda (briofitler, angiospermiler ve arbusküler mikorizal mantarları) ve bitki gelişiminde rol oynayan bitki sinyal molekülleridir (Akıyama ve diğ., 2005; Gomez-Roldan ve diğ., 2008). Sürgün dallanmasını baskılamasında rol oynayan SL lar 2008 yılında, bitki gelişimini modüle eden bitki hormonları listesine dahil olmuştur. İlk çalışmalarda SL eksik mutantların çok dallanmış olduğu ve sentetik SL olan GR24'ün uygulanmasının, aksiller tomurcuk büyümesini engellediği tespit edilmiştir (Gomez-Roldan ve diğ., 2008; Umehara ve diğ., 2008). Devam eden çalışmalar sonucunda bitki gelişiminde SL'lerin yeni işlevleri ortaya konmuştur (Brewer ve diğ., 2013; Ruyter-Spira ve diğ., 2013).



Şekil 2.2: SL analogu GR24 ün kimyasal yapısı (Boyer ve diğ., 2014)

SL'lar ABC olarak adlandırılan halkalara sahip bir trisiklik laktondur. Bugüne kadar, en az 20 doğal olarak oluşan SL tanımlanmıştır (Al-Babili ve Bouwmeester, 2015; Tokunaga ve diğ., 2015). B-C-halkası bağlantısının stereokimyasına göre, korunmuş bir R konfigürasyonuna sahip olan strigol ve orobanchol mevcuttur.

2.5.2. GR24 ün Fizyolojik Etkileri

Strigolaktonlar (SL'lar), bitki biyolojisindeki önemli rolleri nedeniyle son yirmi yıl boyunca büyük önem kazanmış bir bitki hormonudur (Al-Babili ve Bouwmeester, 2015; Waters ve diğ., 2017). Bitki büyümesini ve gelişimini düzenleyen, bitki hormonları olarak faaliyet gösteren bir dizi seskuiterpen lakton olan SL lar, yan sürgün oluşumunu ve sürgünlerin sekonder büyümesini düzenleyerek bitkinin toprak üstü morfolojisini oluşturmakta (Gomez-Roldan ve diğ., 2008; Umehara ve diğ., 2008; Scaffidi ve diğ., 2014), yan kök oluşumu ve kök tüylerinin uzamasını teşvik etmektedir (Kapulnik ve diğ., 2011; Ruyter-Spira ve diğ., 2011; Sun ve diğ., 2016). Son zamanlarda patojen savunma ve abiyotik stres yanıtlarında rol oynadığı da vurgulanmıştır (Ha ve diğ., 2014; Torres-Vera ve diğ., 2014; Decker ve diğ., 2017; Li ve diğ., 2017; Lv ve diğ., 2018; Zhang ve diğ., 2018).

Sentetik strigolakton olan GR24, bitki gelişim aşamalarından tohum çimlenmesi, fide fotomorfogenezini etkilemektedir. Yamada ve Umehara (2015) GR24 ün senesensi teşvik ettiğini, besin yetersizliğine cevap oluşumunda sinyal molekül olarak görev aldığını bildirmiştir. Senesensi ve kök nodülasyonunu düzenlediğine dair başka kaynaklar da mevcuttur (Soto ve diğ., 2010; Agusti ve diğ., 2011; Foo ve Davies, 2011; Yamada ve diğ., 2014). Son

zamanlarda, SL ların şeker sinyalleri yoluyla düzenlenen yaprak senesensini hızlandırdığını, hücre ölümünü teşvik ettiğini bildirilmiştir (Tian ve diğ., 2018). Yamada ve diğ. (2014) de GR24'ün karanlık kaynaklı yaprak senesensi üzerine etki ettiğini ifade etmiştir.

2.6. IAA NIN SENESENS ÜZERİNE ETKİSİ

Senesens esnasında besinler, bitkinin büyüyen kısımlarına ya da depo organlarına yeniden taşınmaktadır. Bu bitkinin hayatta kalma stratejisidir ve çevresel strese karşı adaptasyon görevi üstlenmektedir.

Bilim dünyasında uzun yıllardır oksinin senesensi geciktirici etkisi rapor edilmiştir (Addicott ve diğ., 1955; Thimann, 2000). Oksinler ile ilgili kaynaklar incelendiğinde senesensin oksin ile düzenlenmesi konusunda bu fitohormonun rolünün karmaşık olduğu görülmektedir. Bu konunun aydınlatılması için birçok araştırmaya gereksinim vardır. Yapılan çalışmalarda bitki büyümesi ve gelişimini teşvik eden IAA in serbest formdaki seviyesinin, senesens sırasında yükseldiği ve yaprak senesensini geciktirdiği açıkça gösterilmektedir.

Ancak son yıllarda oksinin senesens üzerine etkisi hakkında detaylı yeni bilgiler ortaya çıkmıştır. Oksin hormonunun, etilen ve ABA gibi hormonların biyosentezini uyararak senesensi teşvik ettiğini belirten çalışmalar mevcuttur (Hansen ve Grossmann, 2000; Vandenbussche ve diğ., 2003). Ayrıca, Arabidopsis'in senesense uğrayan yapraklarındaki serbest IAA konsantrasyonunun, senesense uğramayan yapraklara oranla 2 kat daha yüksek olduğu da ifade edilmiştir (Quirino ve diğerleri, 1999), bu da oksinin senesensi teşvik edici bir etkisi olduğunu veya bunun bir sonucu olarak biriktiğini göstermektedir.

Sitokininler hücre bölünmesini teşvik eden bir hormon sınıfıdır. Sitokininler tomurcuklara uygulandığı takdirde büyümeyi tetikleyebilmektedir (Sachs ve Thimann, 1967). Muhtemelen kök içinde düşük sitokinin üretiminin baskılanması ve buna bağlı tomurcuk üretiminin baskılanması, tomurcuklarda artan oksin üretimini ve bazipetal oksin taşınmasını teşvik edebilmektedir (Bangerth ve diğ., 2000; Tanaka ve diğ., 2006; Shimizu-Sato ve diğ., 2009).

Senesensin teşvik edilmesinde ya da engellenmesinde oksinin rolü hala kesinleşmemiştir.

2.7. GR24 ÜN SENESENS ÜZERİNE ETKİSİ

Yaprak senesensi pasif bir yıkım sürecinden ibaret değildir. Besin maddeleri büyüme sürecinde ve neslin devamını sağlayan süreçte bitkinin genç kısımlarına taşınmaktadır. Strigolaktonun bitki gelişiminde birçok önemli görevi vardır. Bunlardan birisi de senesens sürecini düzenlemektir. Son zamanlarda, SL'lerin sadece dallanma kontrolünde değil aynı zamanda sekonder büyüme, yaprak senesensi ve kök büyümesinde de etkili olduğu bildirilmiştir (Agusti ve diğ., 2011; Ueda ve diğ., 2015). SL, yaprak senesensinin düzenlenmesinde diğer bir potansiyel pleiotropik işleve sahiptir (Woo ve diğ., 2001; Snowden ve diğ., 2005; Yan ve diğ., 2007; Hamiaux ve diğ., 2012). Ancak senesensin düzenindeki moleküler mekanizma henüz tam olarak aydınlatılamamıştır.

Yaprak senesensi, çevresel faktörler ile birlikte etilen, jasmonik asit, salisilik asit, absisik asit, sitokinin ve strigolakton dahil olmak üzere çeşitli büyüme düzenleyiciler ve bitki hormonları tarafından kontrol edilmektedir. Azot ve fosfor eksikliğinde bitkide strigolakton üretimi indüklenmektedir. Strigolaktonlar ayrıca yaprak senesensini de hızlandırmaktadır. Yaprak senesensi besin bakımından zayıf topraklarda aktif olarak meydana gelmektedir. Besinler yaşlı yapraklardan genç dokulara ve tohumlara doğru taşınmaktadır. Yaprak senesensi, etilen varlığında strigolakton uygulanması sonucunda, kuvvetli bir şekilde hızlanmıştır. Yapılan çalışmalar, strigolaktonun etilen etkisini artırmak koşuluyla yaprak senesensini artırdığını göstermektedir.

Fosfat eksikliği karşısında bitkilerin yaşlı yapraklarının senesensi hızlanmaktadır. Elde edilen sonuçlar bize bir fosfat eksikliğine cevap olarak yaprak senesensinin etkin bir şekilde ilerlemesi için bir SL sinyalinin gerekli olduğu sonucuna varmamızı sağlamıştır. SL'ler bir fosfat eksikliğine cevaben üretilirler ve bitkinin mimarisini (yani dallanma) ve yaprak senesensini kontrol etmektedir. SL eksikliği ve SL duyarsız mutantlarda yaprak senesensinin geciktiği gösterilmiştir. SL'lerin pirinçte (*Oryza sativa* L.) yaprak senesensi üzerindeki etkilerini araştırmak için Yamada ve diğ. (2014) cüce pirinç mutantlarının yaprak segmentlerini sentetik bir SL analogu, GR24 ile muamele etmiş ve klorofil içeriğini, iyon sızıntısını ve senesens ile ilişkili gen ekspresyon seviyelerini tespit etmiştir. Eksogen olarak tatbik edilen GR24, SL eksik mutantlarda normal yaprak senesensi meydana gelmiş ancak, SL duyarsız mutantlarda meydana gelmemiştir. Yamada ve diğ. (2014) nin, SL'nin yaprak senesensi üzerine doğrudan etkilerini gözlemlediği uygulamalar açısından ilk çalışmadır.

Fosfat eksikliğine cevap olarak endojen SL'ların üretimi etkisinde klorofil seviyeleri incelenmiştir. Yabani tip ile yeterli ve eksik fosfat koşulları altında yetişen fideler kıyaslandığında klorofil içeriklerinde farklılık göstermemiştir. Ancak fosfat eksikliği altında SL-eksik olmayan mutantlarda klorofil içeriği yükselmiştir. Bu da GR24 uygulanması ile yaprak senesensinin kuvvetli bir şekilde desteklenmesine yol açmıştır (Yamada ve diğ., 2014).

Bu sonuçlara dayanarak, SL'ların fosfat eksikliğine cevap olarak yaprak senesensini düzenlediğini söyleyebiliriz.

2.8. IAA VE GR24 ÜN BİRBİRİ İLE İLİŞKİSİ

Hayward ve diğ. (2009), oksinin, strigolakton biyosentez genleri olan MAX3 ve MAX4 anlatımını pozitif olarak düzenlediğini göstermiştir. Oksin taşıma inhibitörü olan N-1-naftilfitalamik asit (NPA) ile muamele edilmiş ya da dekapite edilmiş (kesilmiş) bitkilerde azalan endogen oksin seviyeleri, bu genlerin anlatım seviyelerinin düşmesine neden olmuştur. Bainbridge ve diğ. (2005) de oksinin kök ucunda MAX4 gen anlatımını lokal olarak indükleyebileceğini göstermiştir.

3. MALZEME VE YÖNTEM

3.1. MALZEME

3.1.1. Bitkisel Materyal

Çalışmamızda tohumları Bilecik Ziraat Odasından temin edilen ve sistematik tanımlaması aşağıda gösterilen *Helianthus annuus* L. (ayçiçeği) fideleri kullanılmıştır. Ayçiçeği tohumlarının menşei Kütükkuşağı-Cihanbeyli-Konya olup çeşit adı Tar-San 1018, parti no su TR.00.00.1024.0265 dir.

Familiya: Compositae

Cins: *Helianthus*

Tür: *annuus* L.

Monokarpik bir bitki olan *Helianthus annuus* L., gelişmesini tamamlarken monokarpik senesens göstermektedir. Aynı zamanda vejetatif gelişim süreci içerisinde kotiledonlardan başlayarak yukarı doğru tipik bir sırsal yaprak senesensi göstermektedir. Ayrıca epigeik çimlenme özelliğine sahip olduğu için kotiledonlarının toprak yüzeyinde bulunması, kolay yetiştirilebilmesi, kotiledon sararmasının kademeli olarak gözlenebilmesi bu bitkinin deney materyali olarak seçilmesinde tercih nedeni olmuştur.

3.1.2. Fidelerin Yetiştirilmesi

APRONXL pestisiti ile kaplanmış *Helianthus annuus* L. tohumları bir gece akan çeşme suyu altında tutulduktan sonra %15 lik çamaşır suyunda 10 dakika bekletilerek yüzey sterilizasyonu yapılmıştır. Tohumlar çamaşır suyundan arınana kadar distile sudan geçirilmiş, sonrasında nemli filtre kağıdı serilmiş steril 140mm çapındaki petri kaplarına çimlendirilmek üzere yaklaşık olarak 20 mm aralıklarla dizilip 25°C ye ayarlanmış etüv fırınında bir gece bekletilmiştir (Şekil 3.1). Çimlenen tohumlar nemli perlit içeren plastik kaplara 2 cm derinlikte olacak şekilde ekilmiş ve 16 saat gündüz 8 saat gece fotoperiyotlu 25±1°C ve %59 neme ayarlanmış 6000 lüks ışık şiddetli iklim odasına yetiştirilmek üzere konulmuştur.



Şekil 3.1: Yüzey sterilizasyonu yapılmış ve nemli filtre kağıdı serilmiş petrilere dizilmiş tohumlar

Tohumlar ilk 5 günlük süreçte distile su ile sulanmış, çimlenen tohumlar 6. günden 12. güne kadar Hoagland Besin çözeltisi (Hoagland ve Arnon, 1950) ile sulanmıştır.

Gelişen fideler eşit büyüklükte ve sağlıklı olanları Hoagland, Hoagland+ 10^{-5} M IAA, Hoagland+ 10^{-8} M GR24, Hoagland + 150 mM NaCl, Hoagland + 150 mM NaCl + 10^{-5} M IAA ve Hoagland + 150 mM NaCl + 10^{-8} M GR24 uygulanacak şekilde 6 ayrı gruba bölünmüştür.

Yetişen fidelerin Kontrol ve Deney grubundaki kotiledonlarının senesens derecesi %50 olduğu gün tüm bitkilerin kotiledonları hasat edilmiş ve taze ağırlıkları alınarak farklar mg. cinsinden ifade edilmiştir.

3.1.3. Tuz (NaCl) ve IAA-GR24 Uygulamaları

Yapılan bu araştırmada bitki gelişiminde ve senesensinde önemli rol oynayan oksin hormonu ve bitki gelişim süresince etkilere sahip bir bitki sinyal molekülü olan strigolaktonların sentetik analogu olan GR24 kullanılmıştır.

Merck firmasından NaCl (Sodium Chloride CAS No:7647-14-5), Sigma-Aldrich firmasından IAA (Indol Asetik Asit) ve Chiralix firmasından rac-GR24 (Strigolakton Analogu) temin edilmiştir.

Ön çalışmalarda Hoagland + 150, 200, 300, 400 ve 500 mM lık NaCl çözeltileri ile fide gelişimi gözlenmiş (Şekil 3.2), Hoagland + 150 mM NaCl uygulanmasına karar verilmiştir. GR24 konsantrasyonu için literatür taramaları yapılmış, 10^{-7} ve 10^{-9} mM lık GR24 çözeltileri denenmiş, 10^{-8} mM lık GR24 kullanılmasına karar verilmiştir.

12. günden (12. gün dahil) kontrol grubundaki kotiledonların yeşil alanı %50 oluncaya kadar 6 grubun 3 ü Hoagland besin çözeltisi ile, diğer 3 grup se Hoagland + 150 mM NaCl lik çözelti ile sulanmıştır. 19. günden itibaren Hoagland çözeltisi ile sulanan gruplardan birine spray ile distile su, diğer ikisine ayrı ayrı 10^{-5} mM IAA ve 10^{-8} mM lık GR24 çözeltileri dışarıdan püskürtülmüştür. Aynı şekilde Hoagland + 150 mM NaCl ile sulanan fidelerin ayrıldığı 3 grubun her biri distile su, 10^{-5} mM IAA ve 10^{-8} mM GR24 ile spreyleneştir.

Hasat tarihi kontrol Hoagland grubundaki fidelerin kotiledonlarının yeşil alan yüzdeleri %50 olduğu gün olarak saptanmıştır.



Şekil 3.2: *Helianthus annuus* L. (ayçiçeği) fidelerinin iklim odasındaki gelişimlerinin izlenmesi

3.2. YÖNTEM

3.2.1. Senesens Derecesinin Tayini

Bitkilerin kotiledonlarındaki senesensin derecesi, Lindoo ve Noodén (1976) tarafından soya fasulyesi için geliştirilen ve daha sonra değiştirilerek başarıyla kullanılan bir yöntemle belirlenmiştir (Sağlam ve Okatan, 1990; Lohman ve diğ., 1994; Ünal ve Okatan, 1996). Bu yöntemle göre ayçiçeği bitkisinin kotiledonlarının senesens derecesi, kotiledonların yeşil alan yüzdesi göz önüne alınarak belirlenmiştir (Şekil 3.3).



Şekil 3.3: *Helianthus annuus* L. (ayçiçeği) kotiledonlarındaki senesens derecesinin Ortalama Yeşil Alan % si cinsinden belirtilmesi

Deney ve kontrol gruplarının belli bir zamanda ulaştıkları senesens derecesini, ortalama yeşil alan yüzdesi (O.Y.A %) si cinsinden saptamak için aşağıdaki denklem kullanılmıştır (Sağlam, 1989):

$$(n_1 \times 1,00) + (n_2 \times 0,75) + (n_3 \times 0,50) + (n_4 \times 0,25) + (n_5 \times 0,00)$$

$$\text{O.Y.A. \% 'si} = \frac{\quad}{\quad}$$

$$\sum n$$

Bu denklemde:

O.Y.A. % si = Kotiledonların Ortalama Yeşil Alan %'sini,

n1 = Tamamı yeşil kotiledonların sayısını,

n2 = %75 kadarı yeşil (%25 kadarı sararmış) kotiledonların sayısını,

n3 = %50 kadarı yeşil (%50 kadarı sararmış) kotiledonların sayısını,

n4 = %25 kadarı yeşil (%75 kadarı sararmış) kotiledonların sayısını,

n5 = %0 yeşil (tamamen kuru görünümlü) kotiledonların sayısını,

Σn = Kotiledonların toplam sayısını ($n1 + n2 + n3 + n4 + n5$) göstermektedir.

3.2.2. Uygulama Sonrası Kotiledonların Taze Ağırlığının Ölçülmesi, Aradaki Farkın Saptanması

Hoagland Kontrol grubu %50 yeşil alan yüzdesine ulaştığı gün tüm kotiledonlar hasat edilerek her bir grubun otortal taze ağırlığı alındıktan sonra sıvı azot ile muamele edilip -80 °C ye ayarlanmış derin dondurucuya etiketlenerek konuldu.

3.2.3. Total Klorofil ve Karotenoid Miktarı Tayini

Taze örneklerden 100 er mg tartılarak sıvı azot ve %90 aseton ile havanda tokmak ile ezilip ekstre edilmiştir. Eppendorf tüplerine alınan ekstreler +4 °C ye ayarlanmış buzdolabında karanlıkta 48 saat bekletilmiştir. 48 saatin sonunda +4 °C ye ayarlanmış santrifüj cihazında 10 dakika 3000 g de santrifüj edilmiştir. Santrifüj sonrası ekstrelerin süpernatant kısımları 96 lık kuvartz küvete 3 er tekrarlı olacak şekilde 200 er mikrolitre yüklenip Elisa Reader ile 480, 630, 645, 665 ve 750 nm dalga boylarında absorpsiyon değerleri ölçülmüştür. Elde edilen absorbans değerleri Parsons ve Strickland'ın denklemine göre hesaplanıp total klorofil ve karotenoid miktarı tayini yapılmıştır.

3.2.4. Çözünebilir Total Protein Miktarının Tayini

Çözünebilir total protein miktarının tayini, Coomassie Brilliant Blue G-250 boyasının asidik çözeltilerde proteinlere bağlanıp maksimum absorpsiyonunun kahve-kırmızidan (465nm) maviye (595nm) dönmesine dayandığı Bradford yöntemi (1976) ile yapılmıştır.

Taze kotiledon örnek gruplarından 100'er mg tartılmış, soğuk havanda 0,1 M Na-P tamponu (pH:7) ile homojen hale getirilmiştir. Elde edilen homojenat eppendorf tüplerine alınıp +4 °C'de 30 dk 13000 rpm'de santrifüj edilmiştir. Her bir örneğin süpernatant kısmından 3'er tekrarlı olacak şekilde 50 µl mikrolitre kuyucuklara yüklenmiştir. Üzerlerine taze olarak hazırlanmış Bradford çözeltisinden (Coomassie Brilliant Blue G-250, Etanol, H₃PO₄) 150 µl mikrolitre eklenmiştir. Kör kuyu için 10 mikrolitre tampon çözeltisi üzerine Bradford çözeltisi eklenmiş, reaksiyonun gerçekleşmesi için 15 dakika karanlıkta orbital olarak çalkalanarak bekletilmiştir. Örneklerin 15 dk sonunda 595 nm dalga boyunda ölçümü yapılmış, önceden hazırlanmış Bovine Serum Albumin (BSA) standartı ile karşılaştırılarak protein miktarı hesaplamaları yapılmıştır.

3.2.5. Peroksidaz (POD) Aktivitesinin Tayini

Ayçiçeği kotiledonlarındaki peroksidaz aktivitesi farklılıklarının belirlenmesi amacıyla Birecka ve diğ. (1973) nin yöntemi uygulanmıştır. Taze olarak 100 mg tartılan bitki materyali 1 ml 0,1 M Na-P tamponu (pH:7) ile homojenat haline getirilmiş, sonrasında 30 dk süreyle 13000 rpm'de santrifüj edilmiştir. Ölçüm için pH:5.8 olan Na-P tamponu taze olarak hazırlanmış, 100 ml tampon içerisine 120 mikrolitre guaiacol, 60 mikrolitre H₂O₂ eklenmiştir. Kör kuyucuğa hazırlanan ölçüm tamponundan 200 mikrolitre koyulmuştur. Santrifüj sonrası örneklerin süpernatant kısımlarından 3'er tekrarlı 10 µl mikrolitre kuyucuklara yüklenmiştir. Üzerlerine 190 mikrolitre ölçüm tamponu eklendikten sonra beklemeden plate ölçüm için cihaza yerleştirilmiş, 2 dakika süreyle 10 saniye aralıkla olmak üzere toplam 13 ölçüm ile kinetik absorbans ölçümü yapılmıştır.

3.2.7. Prolin Ölçümü

Prolin miktarının belirlenmesi Bates ve diğ. (1973) yöntemine göre yapılmıştır. 0.1 g olarak tartılan taze bitki materyali sıvı azot ve 600 µl %3 sülfosalisilik asit ile havanda parçalanmıştır. Lizis edilen örnekler 2 ml'lik eppendorf tüplere alınıp yaklaşık 30 saniye

süreyle vorteks ile karıştırılmıştır. Örnekler 12000 rpm de 7 dk. santrifüj edildikten sonra süpernatant kısmından 250 µl yeni tüplere alınıp üzerlerine 250 µl distile su, 500 µl glasiyal asetik asit ve 500 µl ninhidrin solüsyonu eklenerek 98° C lik su banyosuna inkübe edilmek üzere 1 saat bırakılmıştır. 1 saatin sonunda reaksiyonu sonlandırmak amacıyla örnekler soğuk bir ortama (buzdolabına) alınmıştır. Soğuyan örneklerin üzerine 750 µl tolüene eklenip ters düz edilmiştir. Tolüene içeren üst fazdan 200 µl alınarak Elisa reader ile 518 nm absorbans değerinde ölçüm yapılmıştır.

3.2.8. Malondialdehit (MDA) Ölçümü

Lipid peroksidasyonu (MDA) ölçümü Heath ve diğ. (1968) belirlediği yöntemlere göre yapılmıştır. 0.1 gr tartılan örneklerin her biri sıvı azot ve %5 lik trikloroasetik asit ile havanda parçalanmıştır. 2 ml lik eppendorf tüplerine alınan örnekler vorteks cihazı kullanılarak iyice karıştırılmıştır. 10000 rpm de 15 dk santrifüj edilip süpernatant kısmından 1 ml lik kısım yeni tüplere alınmıştır. Üzerlerine 4 er ml %0.5 lik TBA içeren TCA solüsyonu eklenip inkübasyon için 96°C lik su banyosunda 30 dk bekletilmiştir. Sonrasında tüpler reaksiyonu sonlandırmak için buzdolabına alınıp soğutulmuştur. Soğutulan örnekler 10000 rpm de 10 dk santrifüj edilmiştir. Santrifüj sonrası örneklerin 532 nm ve 600 nm absorbans değerlerinde ölçümleri yapılmıştır.

4. BULGULAR

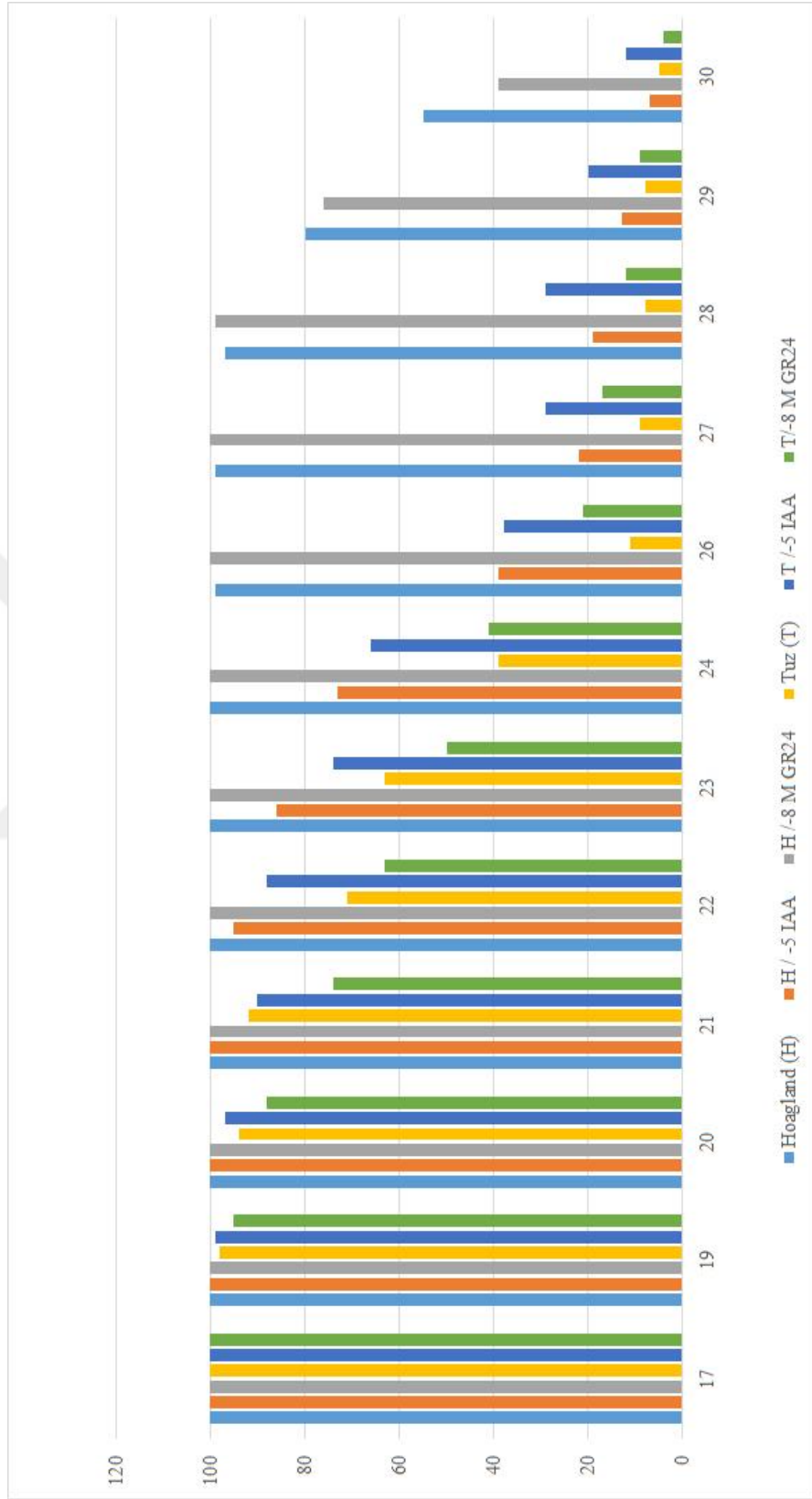
IAA ve strigolaktonun aktif formu olan GR24 ün optimum koşullarda ve tuz stresi altında kotiledonlarda meydana gelen senesensi üzerine etkisi, ortalama yeşil alan yüzdesi ile saptanmış, klorofil ve karotenoid, protein miktar tayini, peroksidaz, süperoksid dismutaz enzim aktivitesi, H₂O₂, malondialdehit (MDA), prolin analizleri yapılarak araştırılmıştır. Araştırmada elde edilen analizler sonucunda tüm veriler Tek Yönlü Varyans Analizi (One-Way ANOVA) ile analiz edilerek aşağıda sırasıyla verilmiştir.

4.1. KOTİLEDONLARIN ORTALAMA YEŞİL ALAN % SİNİN DEĞİŞİMİ

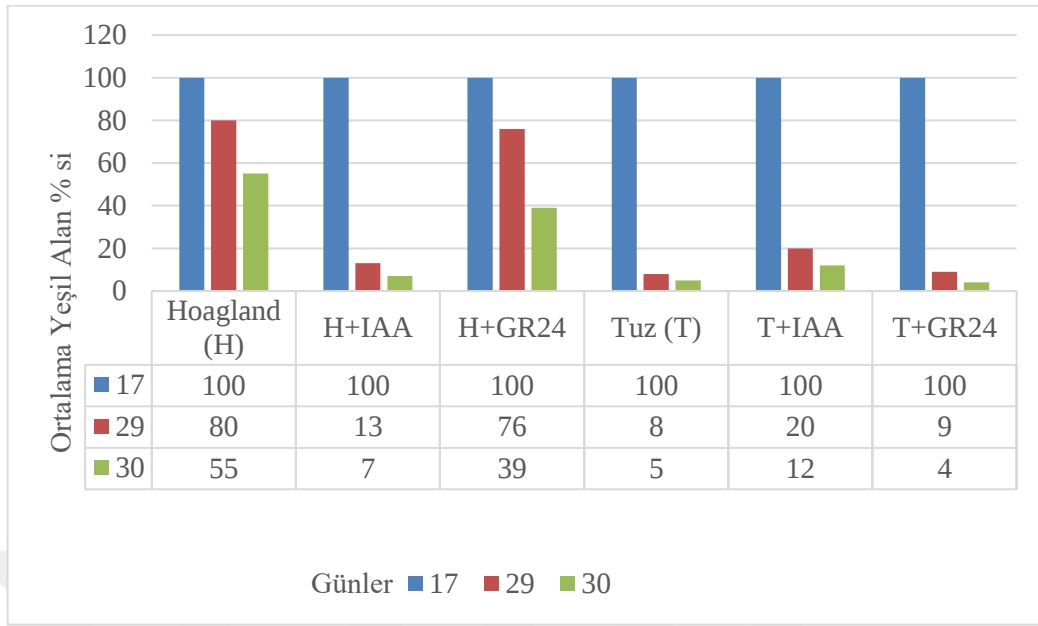
Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen, her iki gruba da IAA ve GR24 uygulanan fidelerin kotiledonları gözlemlenmiş ve 30 gün boyunca belli aralıklarla kotiledonların O.Y.A. % leri saptanmıştır. Sonuçlar Tablo 4.1, Şekil 4.1 ve Şekil 4.2 de gösterilmiştir.

Tablo 4.1: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen *H. annuus* L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi

Deney Grupları Gün	Hoagland (H)	H / -5 IAA	H / -8 M GR24	Tuz (T)	T / -5 IAA	T / -8 M GR24
17	100	100	100	100	100	100
19	100	100	100	98	99	95
20	100	100	100	94	97	88
21	100	100	100	92	90	74
22	100	95	100	71	88	63
23	100	86	100	63	74	50
24	100	73	100	39	66	41
26	99	39	100	11	38	21
27	99	22	100	9	29	17
28	97	19	99	8	29	12
29	80	13	76	8	20	9
30	55	7	39	5	12	4



Şekil 4.1: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen *H. annuus* L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi



Şekil 4.2: Hoagland ve tuz çözeltilerinde yetiştirilen *H. annuus* L. (ayçiçeği) fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen senesensi ifade eden Ortalama Yeşil Alan (O.Y.A.) yüzdesinin 30 gün boyunca zamanla değişimi

Elde edilen sonuçlara göre 19. güne kadar tüm grubun kotiledonları %100 yeşil iken 19. günden itibaren senesens süreci başlamıştır. Özellikle 27. günde Hoagland ve tuz grubu arasında belirgin farklar oluşmaya başlamış, Hoagland serisinde GR24 uygulamasında O.Y.A.si %100 iken IAA uygulaması O.Y.A.%sini 22 lere dek indirmiştir. Bugünden sonraki günlerde GR24 senesensi teşvik edici etki göstermiştir. 30. Günde Hoagland grubu yaklaşık %50 civarında iken IAA uygulanan fidelerin kotiledonlarının büyük çoğunluğu senesens sürecini tamamlamış, O.Y.A. %sinin popülasyon ortalaması %7 ye düşmüştür. Hatta görsel olarak tuz uygulamasının toksik etkisine paralel olacak kadar düşen %lik dilimine ulaşmıştır. Bu görsellik çerçevesinde IAA GR24 e göre daha hızlı senesense neden olmuştur.

Tuz içeren Hoagland çözeltisi uygulanan fidelerin kotiledonlarında meydana gelen senesens dereceleri incelendiğinde 20. gün farklar oluşmaya başlamış, 26. günde hız kazanmış ve 30. günde Hoagland grubunun senesens derecesi yaklaşık %50 olduğu gün deney sonlandırılmış ve analizler yapılmıştır. Gözlem sonuçlarına göre tuzlu ortamda yetişen fidelerin kotiledonları hızla senesense uğrarken GR24 uygulaması senesens sürecini biraz yavaşlatsa da sonraki süreçte hızlandırmıştır. IAA uygulaması ise tuzlu ortamda senesens sürecine üzerine geciktirici etki yapmıştır.

Kısaca özetleyecek olursak, Hoagland çözeltisinde yetişen fidelerin kotiledonlarında O.Y.A. %si yaklaşık %50 olduğu andaki 30. gün analiz edildiğinde IAA uygulamasının, kotiledonlardaki senesense büyük oranda etki ederek senesensi teşvik ettiğini (8 kata yakın oranda), tuz ortamında büyüyen fidelerin kotiledonlarında ise IAA'nın senesensi geciktirici bir etki yaptığı (2.4 kat) saptanmıştır. GR24'ün senesens üzerine etkisi incelendiğinde ise Hoagland ortamında GR24 uygulamasının, kotiledon senesensini 1.4 kat artırdığı, IAA ya nazaran senesensi daha az teşvik ettiği ortaya çıkmıştır.

Sonuçlar tuz stresinde ise IAA'nın fideyi iyileştirici etki yaptığını, GR24'ün ise belirgin bir fark oluşturmadığını ortaya koymuştur.

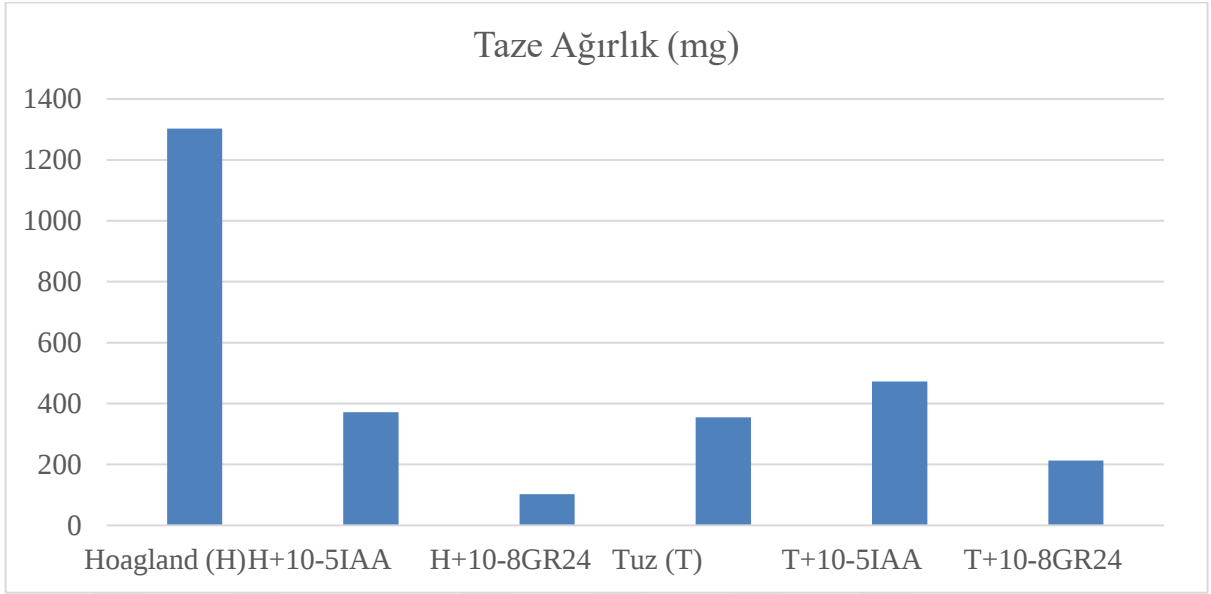
4.2. TAZE AĞIRLIK DEĞİŞİMİ

Hoagland ve tuz ortamında yetiştirilen fidelerin kontrol grubu (Hoagland) %50 senesens anına ulaştığı gün, kontrol ve deney fidelerinin kotiledonları hasat edilmiş ve taze ağırlıkları saptanmıştır.

Deney ve fidelerin kotiledonlarındaki taze ağırlık miktarları Tablo 4.2 ve Şekil 4.3 de gösterilmiştir.

Tablo 4.2: %50 senesens anında ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarının taze ağırlıklarının kıyaslanması

Deney Grupları	Taze Ağırlık (mg)
Hoagland (H)	1302,4
H+10 ⁻⁵ IAA	372
H+10 ⁻⁸ GR24	102,9
Tuz (T)	355
T+10 ⁻⁵ IAA	472
T+10 ⁻⁸ GR24	213



Şekil 4.3: %50 senesens anında ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarının taze ağırlıklarının kıyaslanması

Elde edilen sonuçlara göre Hoagland solüsyonunda yetişen, IAA ve GR24 uygulanan fidelerin kotiledonlarında meydana gelen %50 senesens anındaki kotiledonların taze ağırlıklarında sırasıyla yaklaşık 4 katı ve 13 katı oranında azalma meydana gelmiştir. Tuz stresine maruz kalan fidelerin kotiledonlarında ise IAA uygulaması taze ağırlığı 1.3 kat artırmış, GR24 uygulaması ise 2.2 kat azalmasına neden olmuştur. Bu sonuçlara göre IAA, Hoagland serisindeki bitkilerde taze ağırlığın azalmasına neden olmuş, tuz stresine maruz kalan fidelerin kotiledonlarında ise tam aksine taze ağırlığı artırmıştır. Bu sonuçlar IAA'nın Hoagland çözeltisinde yetişen fidelerin kotiledonlarında senesensi teşvik ettiğini, tuz stresi koşullarındaki inhibisyonu ise hafiflettiğini göstermiştir.

GR24 uygulaması ise hem Hoagland serisinde hem de tuzlu ortamda taze ağırlığın azalmasına neden olmuştur.

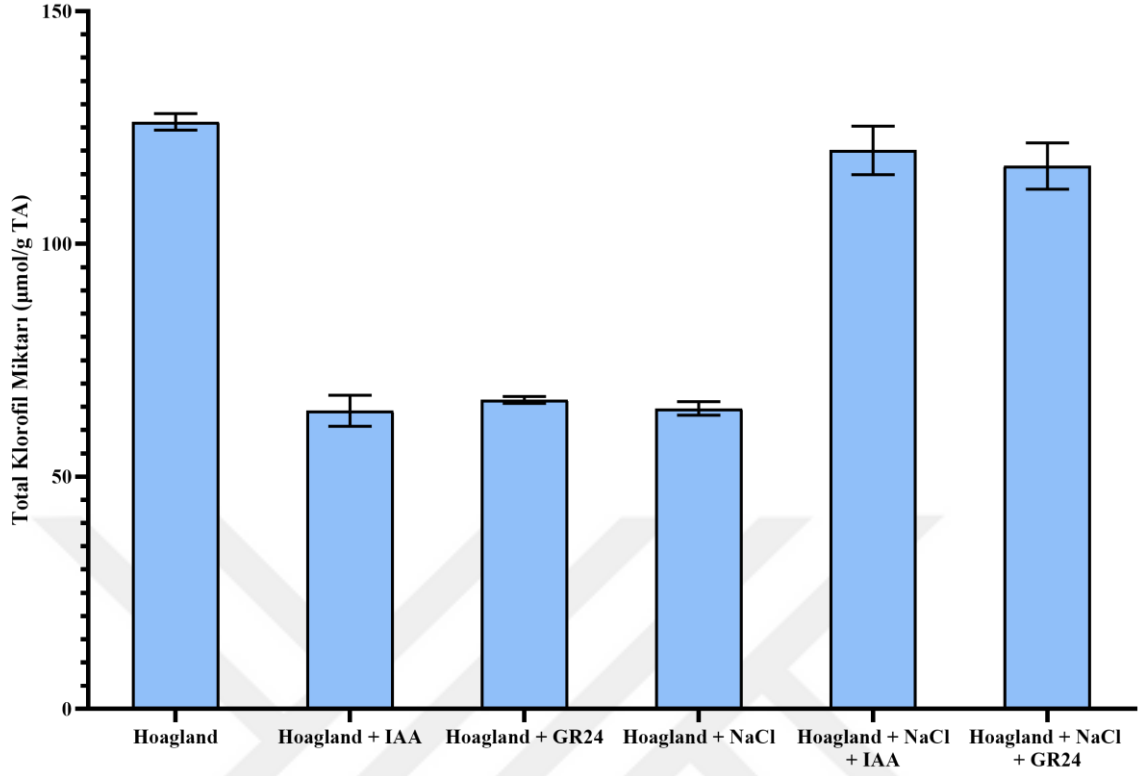
4.3. TOTAL KLOROFİL VE KAROTENOİD MİKTARINDAKİ DEĞİŞİMLER

Yetiştirilen ayçiçeği fidelerinin kontrol grubunda senesens derecesi %50 olduğu anda kontrol ve deney fidelerinin kotiledonları hasat edilerek klorofil miktarları tayin edilmiştir.

Hoagland ve tuz ortamında yetiştirilen ve IAA ile GR24 uygulanan fidelerin kotiledonlarındaki total klorofil miktarları Tablo 4.3 ve Şekil 4.4 de gösterilmiştir.

Tablo 4.3: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki total klorofil miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p<0,05$)

Deney Grupları	Total Klorofil Miktarı ($\mu\text{g/g TA}$)
Hoagland	126,2129 $\pm$ 2,1157
Hoagland + IAA	64,129565 $\pm$ 3,560665
Hoagland + GR24	66,446 $\pm$ 0,76335
Hoagland + NaCl	64,6257175 $\pm$ 1,6693
Hoagland + NaCl+IAA	120,097475 $\pm$ 5,5115
Hoagland+NaCl+GR24	116,7482075 $\pm$ 5,3101



Şekil 4.4: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki total klorofil miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

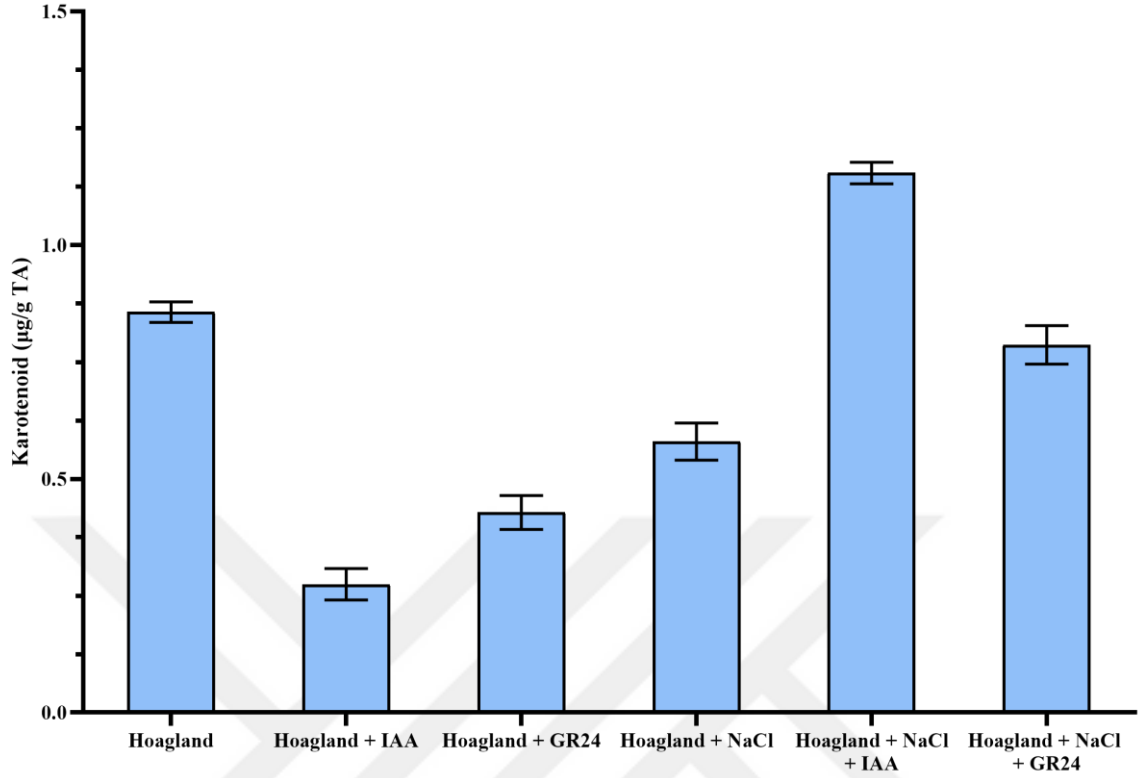
Yukarıdaki şekilde görüldüğü gibi Hoagland solüsyonunda yetişen fidelerin %50 senesens anında hasat edilen kotiledonlarının klorofil miktarı IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarının klorofil içeriği ile kıyaslandığında, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarındaki klorofil içeriği sırasıyla %50 ve %48 oranında azalmıştır. Tuz ortamında yetişen fidelerde klorofil miktarı ise tam aksine IAA ve GR24 uygulaması ile sırasıyla %185 ve %178 oranında artmıştır. Bu durum Hoagland solüsyonunda yani optimum koşullarda IAA ve GR24 ün senesensi teşvik ettiğini ancak tuz stresinde senesensi geciktirdiğini göstermektedir. IAA ve GR24 uygulaması stres koşulunda iyileştirici bir etkiye sahip olmuştur.

Senesens sürecinin gözlenmesini kolaylaştıran klorofil değişimlerini ortaya koyan analizler sonucunda IAA uygulamasının, kotiledonlarda meydana gelen erken senesense neden olduğu; hoagland ortamında büyüyen fidelerin kotiledonlarında karotenoid miktarını azalttığı, tuz stresinde ise fideyi iyileştirici etki yaparak artırdığı tespit edilmiştir.

Karotenoidler bitki ve mikroorganizmalarda bulunan pigmentlerdir. Doğada 600'den fazla çeşidi mevcuttur. Bitki metabolizmasında oksidatif stres toleransında antioksidan olarak önemli bir role sahiptir. Strese maruz kalan birçok bitkide karotenoid miktarı artmaktadır. Bu nedenle bu çalışmada tuz uygulanan fidelerin O.Y.A. %si 50 olduğu gün hasat edilen bitkilerde karotenoid içeriği tespit edilmiş ve sonuçlar aşağıda gösterilmiştir.

Tablo 4.4: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki karotenoid miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p<0,05$)

Deney Grupları	Karotenoid Miktarı ($\mu\text{g/g TA}$)
Hoagland	0,857 $\pm$ 0,027
Hoagland + IAA	0,2745835 $\pm$ 0,037833
Hoagland + GR24	0,42824975 $\pm$ 0,0338335
Hoagland + NaCl	0,5799445 $\pm$ 0,0429445
Hoagland + NaCl+IAA	1,1545835 $\pm$ 0,0251665
Hoagland+NaCl+GR24	0,7865835 $\pm$ 0,0485



Şekil 4.5: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki karotenoid miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

Yukarıdaki şekilden anlaşıldığı gibi total karotenoid miktarı Hoagland solüsyonunda yetişen fidelerin %50 senesens anında hasat edilen kotiledonlarında, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarına oranla, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarında sırasıyla %68 ve %50 oranında azalmıştır. Tuz ortamında yetişen fidelerin kotiledonlarında ise karotenoid miktarı, IAA ve GR24 uygulaması ile sırasıyla %99 ve %36 oranında artmıştır. IAA ve GR24 uygulamasının stres koşulunda iyileştirici bir etkiye sahip olduğu düşünülmüştür.

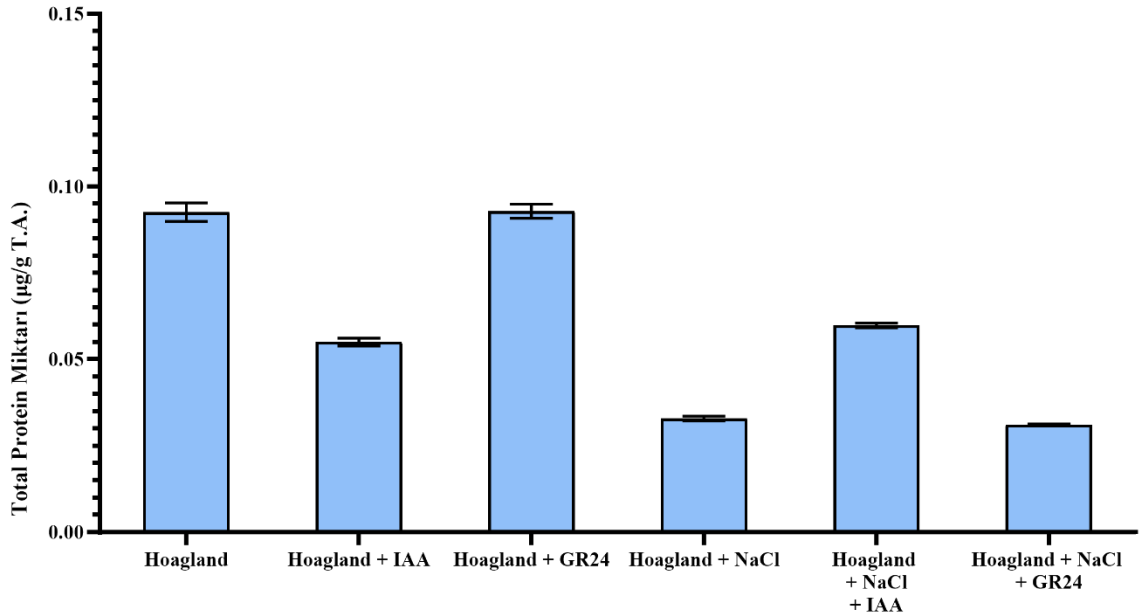
Sonuç olarak, IAA uygulamasının kotiledonlarda meydana gelen erken senesense neden olduğu, hoagland ortamında büyüyen fidelerin kotiledonlarında karotenoid miktarını azalttığı, tuz stresinde ise fideyi iyileştirici etki yaparak artırdığı tespit edilmiştir.

4.4. ÇÖZÜNEBİLİR TOTAL PROTEİN MİKTARINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER

Hoagland çözeltisinde yetiştirilen fidelerin kotiledonları O.Y.A. % si 50 olduğu anda tüm bitkiler hasat edilerek total protein miktarları tespit edilmiştir. Tüm fidelerin hasat edilen kotiledonlarındaki total proteinlerinin miktarı aşağıdaki Tablo 4.5 ve Şekil 4.6 da gösterilmiştir.

Tablo 4.5: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki total protein miktarı ($p < 0,05$)

Deney Grupları	Total Protein Miktarı ($\mu\text{g/g}$ T.A.)
Hoagland	$0,0926105 \pm 0,0028743$
Hoagland + IAA	$0,0549954 \pm 0,0011839$
Hoagland + GR24	$0,0928707 \pm 0,0024515$
Hoagland + NaCl	$0,03286226 \pm 0,0007842$
Hoagland + NaCl+IAA	$0,0598238 \pm 0,0007071$
Hoagland+NaCl+GR24	$0,03099135 \pm 0,0003208$



Şekil 4.6: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki total protein miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

Şekil 4.6 da görüldüğü gibi, 10^{-5} M IAA uygulanan fidelerin (Hoagland grubundaki fidelerin kotiledonlarının O.Y.A. %si 50 olduğu anda) hasat edilen kotiledonlarındaki total protein miktarı Hoagland grubu kotiledonlarına göre %41 oranında azaldığı, 10^{-8} M GR24 uygulanan fidelerin kotiledonlarındaki protein miktarında ise bir fark oluşmadığı tespit edilmiştir. Total protein miktarının azalmasında tuz stresinin etkili olduğu saptanmıştır. Tuzlu ortamda yetişen fidelerin kotiledonlarının senesensi Hoagland grubu fidelerinin kotiledonlarının senesens derecesi %50 ye ulaştığı gün hasat edilen fidelerin tüm kotiledonlarının total protein miktarları saptanmıştır. Sadece tuz uygulanan gruba göre GR24 uygulamasının protein sentezinde belirgin bir fark yaratmadığı (%16 fark) sonucuna varılmıştır.

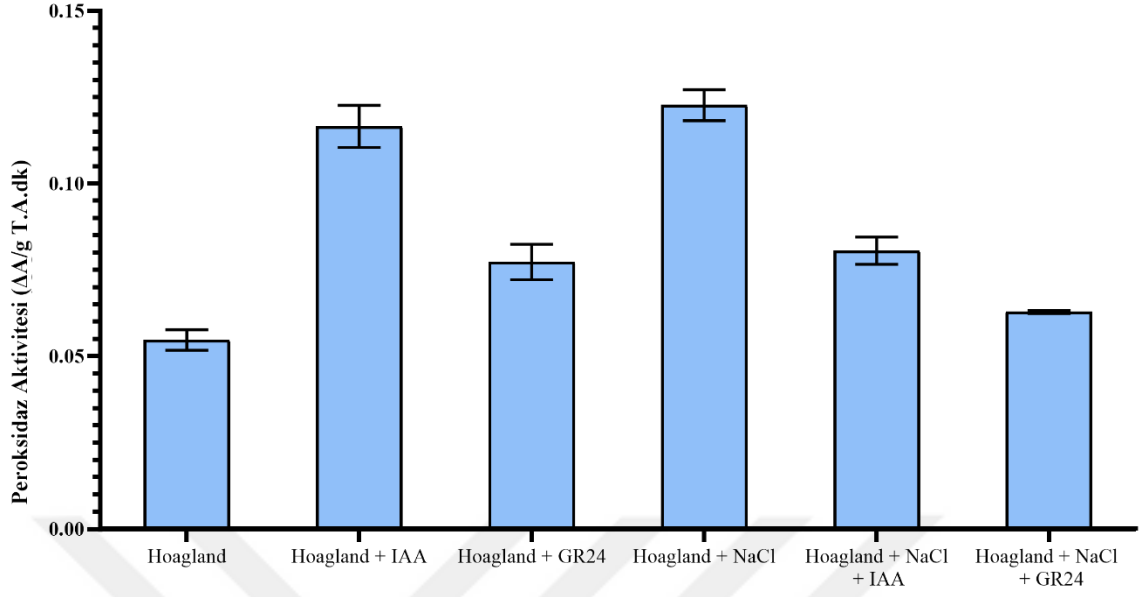
Sonuç olarak, IAA uygulamasının kotiledonlarda meydana gelen erken senesense paralel olarak protein miktarını da azalttığı, tuz stresinde ise fideyi iyileştirici etki yaparak artırdığı tespit edilmiştir.

4.5. PEROKSİDAZ AKTİVİTESİNDEKİ DEĞİŞİKLİKLER

Hoagland ve tuz ortamında yetiştirilen fidelerin Hoagland grubu %50 senesens anında iken tüm kotiledonlar hasat edilmiş ve her kotiledonun peroksidaz aktivitesi saptanmıştır. Elde edilen sonuçlar Tablo 4.6 ve Şekil 4.7 de gösterilmiştir.

Tablo 4.6: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki peroksidaz enzim aktivitesinin Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

Deney Grupları	Peroksidaz Aktivitesi ($\Delta A/g$ T.A.dk)
Hoagland	0,05470 $\pm$ 0,00393
Hoagland + IAA	0,11653 $\pm$ 0,00585
Hoagland + GR24	0,07730 $\pm$ 0,00687
Hoagland + NaCl	0,12269 $\pm$ 0,00690
Hoagland + NaCl + IAA	0,08059 $\pm$ 0,00454
Hoagland + NaCl + GR24	0,06285 $\pm$ 0,00049



Şekil 4.7: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki peroksidaz enzim aktivitesinin Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

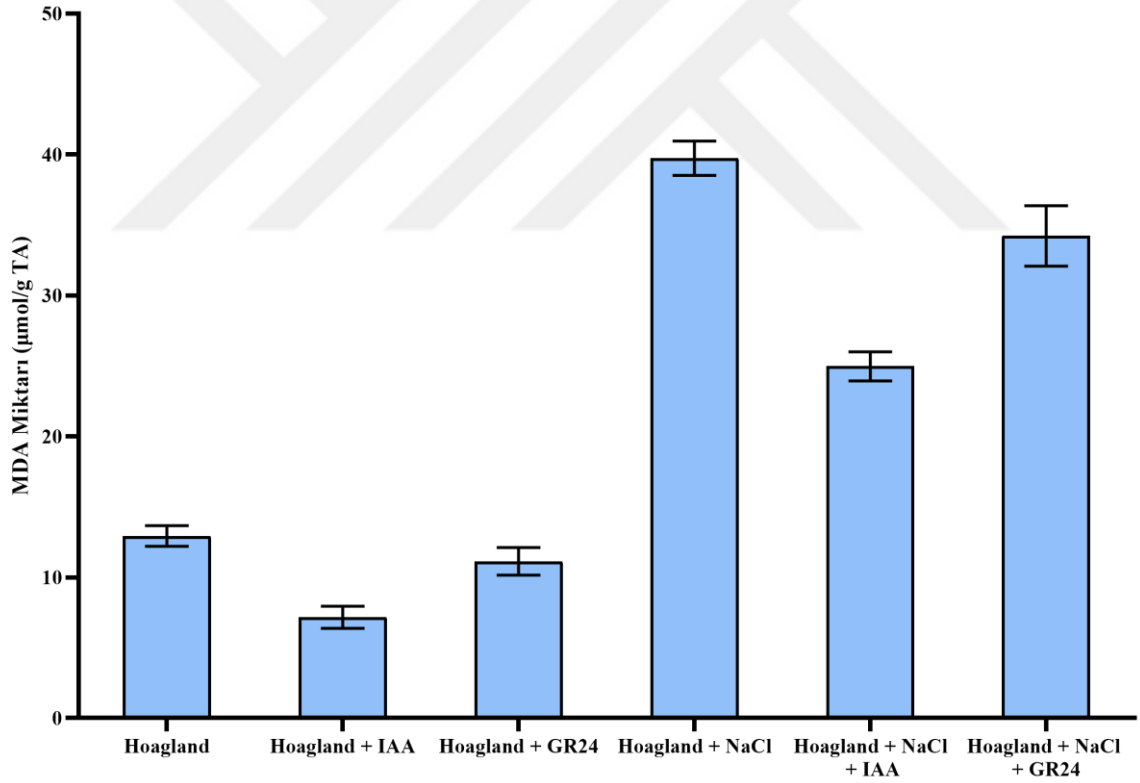
Hoagland solüsyonunda yetiştirilen fidelerin kotiledonlarındaki POD aktivitesi, IAA uygulaması ile 2,1 katı, GR24 uygulaması ile %1,4 katı oranında artmıştır. Tuz stresine maruz bırakılan fidelerin kotiledonlarındaki POD aktivitesi Hoagland grubu kotiledonları ile kıyaslandığında 2,2 katı artmıştır. Ayrıca, IAA ve GR24 uygulamasının Hoagland solüsyonunda yetişen fidelerin kotiledonlarında, tuzdaki fidelerin kotiledonlarına göre %31 oranında arttığı tespit edilmiş, bu sonuç IAA ve GR24 ün optimum koşullarda senesensi geciktirdiği etkiye, stres koşulunda ise iyileştirici etkiye sahip olduğunu göstermiştir.

4.6. MDA ORANINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER

Strese maruz kalan bitkilerde oluşan önemli cevaplardan birisi lipid peroksidasyonun son ürünlerinden biri olan malondialdehit (MDA) in artışıdır. Yapılan çalışmalarda birçok bitkide stresle birlikte MDA düzeyinin yani lipid peroksidasyonunun arttığı tespit edilmiştir (Qiu ve diğ., 2014; Qing ve diğ., 2015; Kaya ve Doğanlar, 2016). Bu amaçla Kontrol grubunun kotiledonlarında meydana gelen senesens %50 olduğu gün tüm kotiledonlar hasat edilmiş ve MDA düzeyleri tespit edilmiştir. Sonuçlar aşağıdaki Tablo 4.7 ve Şekil 4.8 de gösterilmiştir.

Tablo 4.7: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki MDA (Melondialdehit) miktarı ($p<0,05$)

Deney Grupları	Melondialdehit (MDA) Miktarı ($\mu\text{mol/g TA}$)
Hoagland	12,93011 $\pm$ 0,73656
Hoagland + IAA	7,1639775 $\pm$ 0,8871
Hoagland + GR24	11,1290325 $\pm$ 0,91398
Hoagland + NaCl	39,7446225 $\pm$ 1,381725
Hoagland + NaCl+IAA	24,965055 $\pm$ 1,6667
Hoagland+NaCl+GR24	34,2204275 $\pm$ 2,580645



Şekil 4.8: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki MDA miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p<0,05$)

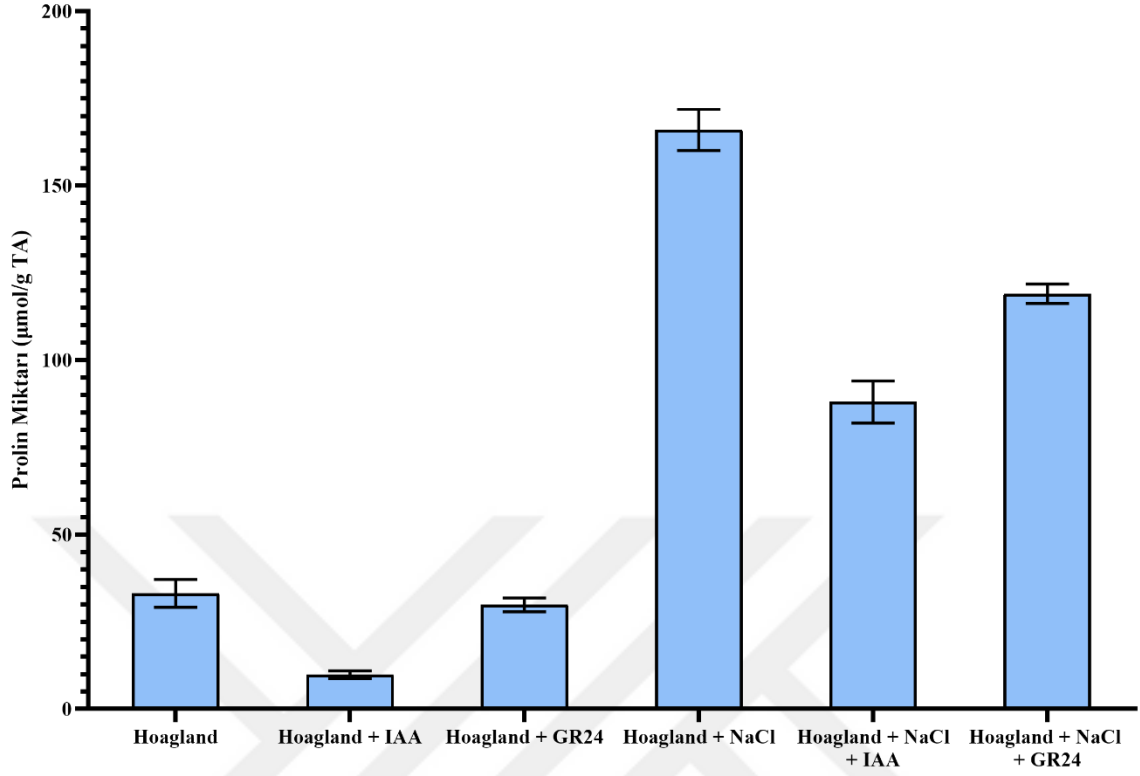
Yukarıdaki şekilde görüldüğü gibi, malondialdehit (MDA) içeriği Hoagland solüsyonunda yetişen fidelerin %50 senesens anında hasat edilen kotiledonlarında, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarına oranla, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarında sırasıyla %47 ve %15 oranında azalmış; tuz solüsyonunda yetişen fidelerin kotiledonlarında ise MDA miktarı, IAA ve GR24 uygulaması ile sırasıyla %38 ve %14 oranında azalmıştır.

4.7. PROLIN ORANINDAKİ DEĞİŞİKLİKLER

Prolin, proteinleri oluşturan 20 aminoasitten biridir. Prolin organizmada proteinlerin yapısına katılmaktadır, en çok prolaminlerin yapısında bulunur. Prolin gibi ozmolitlerin birikimi tuz stresine karşı adaptasyon mekanizmalarından biridir. Senesens sırasında prolin miktarının tespiti amacıyla tuz içermeyen ve içeren farklı 2 ortamda yetişen fidelerin kotiledonları, tuz içermeyen ortamda yetişen fidelerin kotiledonlarının senesens derecesi %50 olduğu gün hasat edilerek analizi gerçekleştirildi. Elde edilen bulgular Tablo 4.8 ve Şekil 4.9 da gösterilmiştir.

Tablo 4.8: Hoagland grubunun %50 senesens anında, Hoagland ile tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki prolin miktarı ($p < 0,05$)

Deney Grupları	Prolin Miktarı ($\mu\text{mol/g TA}$)
Hoagland	33,151785 $\pm$ 4,62579
Hoagland + IAA	9,9065525 $\pm$ 1,093725
Hoagland + GR24	29,8772975 $\pm$ 2,379135
Hoagland + NaCl	165,98605 $\pm$ 7,07195
Hoagland + NaCl+IAA	88,01928 $\pm$ 6,39605
Hoagland+NaCl+GR24	119,05414 $\pm$ 3,17765



Şekil 4.9: Hoagland ve tuz ortamında yetişen ve 10^{-5} M IAA ve 10^{-8} M GR24 uygulanan *Helianthus annuus* L. fidelerinin kotiledonlarındaki prolin miktarının Hoagland grubunun %50 senesens anındaki karşılaştırması ($p < 0,05$)

Yukarıdaki Tablo 4.8 ve Şekil 4.9 da görüldüğü gibi, prolin içeriği Hoagland solüsyonunda yetişen fidelerin %50 senesens anında hasat edilen kotiledonlarında analiz edilmiş, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarına oranla, IAA ve GR24 uygulaması yapılan fidelerin kotiledonlarında sırasıyla %70 ve %10 oranında azalmıştır. Diğer yandan tuz solüsyonunda yetişen fidelerin kotiledonlarında ise prolin miktarı, IAA ve GR24 uygulaması ile sırasıyla %47 ve %28 oranında azalmıştır.

5. TARTIŞMA VE SONUÇ

Oksinlerin senesens sürecindeki rolü uzun süredir tartışılmaktadır. Araştırmacıların bir bölümü senesensi geciktirdiğini kabul etse de son yıllarda yapılan çalışmalarla tam aksine senesensi hızlandığı yönünde bilgiler elde edilmiştir. Oksinlerin senesensi geciktirdiğini ifade eden birçok literatür bilgisi mevcuttur. Kesik Arabidopsis yapraklarının oksin ile muamelesi, gelişimsel senesens için marker gen olan SAG12'nin anlatımının azalmasına neden olmuştur (Noh ve Amasino, 1999; Kim ve diğ. 2011). Bu bilgiler çalışmamızda elde edilen bilgiler ile çelişmektedir. Ancak diğer yandan oksinin senesensi teşvik ettiğine dair bilgiler de mevcuttur. Oksinin senesens olayındaki rolü, senesense uğrayan yapraklarındaki oksin (IAA) seviyesinin artması ile daha karmaşık görünmektedir. Sağlam ve Okatan (1990) *Helianthus annuus* L. (ayçiçeği) fidelerinde gövde ucu ve yapraklar gibi IAA sentezleyen organların ortadan kaldırılması ya da bu organların karanlıkta bırakılması ile metabolitlerin etkinliklerinin sınırlandırıldığını ve bu nedenle yeteri kadar indol asetik asit sentez edilemediğini ifade etmiş, bu bitkilerin kotiledonlarında sitokinin oksidaz aktivitesinin düşmesini etkileyerek sitokininin artarak senesensin engellenmesine yol açtığını belirtmişlerdir. Bazı araştırmacılar oksinlerin senesensi geciktirdiğini ifade ederken (Wareing ve Seth, 1967; Kahanak ve diğ., 1978; Lim ve diğ., 2003) son zamanlarda yapılan araştırmalar oksinlerin senesensi hızlandığını ortaya koymuş (Palni ve diğ., 1988; Lu ve diğ., 2001; Gören ve Sağlam-Çağ, 2007; Kaplan-Dalyan ve Sağlam-Çağ, 2013; Sağlam-Çağ, and Okatan, 2014; Çingil-Barış and Sağlam-Çağ, 2016). Noh ve Amasino (1999), oksin gen anlatımı ile senesens arasında bağlantı olduğunu tespit etmiştir.

Bu çalışmamızda elde edilen bulgulara göre Hoagland ortamında O.Y.A. %sinin IAA varlığında senesensi teşvik etmesi, daha önce elde edilen bulgular ile paralellik göstermektedir. Zn un IAA stabilizasyonunu sağladığı bilinmektedir (Sağlam-Çağ, 1997). Bazı araştırmacılar Zn ile IAA arasında bağlantı kurarak, senesens sürecinin hızında oksinin etkili olduğunu tespit etmişlerdir (Kaplan-Dalyan ve Sağlam-Çağ, 2013; Sağlam-Çağ, and Okatan, 2014; Çingil-Barış and Sağlam-Çağ, 2016). Sağlam-Çağ ve Okatan (2014), yaptığı çalışmada apikal uca uyguladığı C14-IAA (indol asetik asit) in kotiledonlara ulaşmasını engellemiş; bu kotiledonlarda kontrole göre senesensin meydana gelmediğini tespit etmiştir. Bitki moleküler biyolojideki teknolojik gelişme ve araştırma çalışmalarının derinleşmesi sayesinde önceki bilgiler ile çelişen yeni kanıtlar bulunmaya başlanmış ve oksin senesens arasındaki gizem çözülmek üzere gibi görünmektedir. Bitkilerde senesensi etkileyen oksinle ilgili genler üzerine

yapılan son araştırmalarda, mevcut moleküler düzenleyici senesens modelleri hakkında bilgiler elde edilmiştir (Mueller-Roeber, B. ve Balazadeh, S., 2014). Şu ana kadar elde edilen bilgiler kapsamında oksinin, senesens sürecinin pozitif bir düzenleyicisi olan SAUR 36 geninin anlatımını artırdığı ifade edilmiştir (Hou ve diğ. 2013). Bazı araştırmacılar (Noh ve Amasino, 1999; Hong ve diğ., 2000; Tucker ve diğ., 2002) oksinin gen anlatımı yolu vasıtasıyla senesens ile ilişkili bazı genlerin transkripsiyonunu baskıladığını ortaya koymuşlardır. Protein yapıdaki oksin tepki faktörü (ARF), transkripsiyon faktörleri ailesi aracılığıyla oksine verilen birçok cevabı düzenlemektedir. Bu proteinler, oksinle düzenlenen genlerin promotörlerinde oksin tepki elemanlarına (5-TGTCTC-3) bağlanmakta ve bu genlerin transkripsiyonunu aktive etmekte ya da bastırmaktadır (Ulmasov ve diğ., 1997). Senesens sürecini geciktiren ARF2 genindeki mutasyonlar, senesens sırasında ARF2 gen anlatımının neden olduğunu ortaya koymuştur (Ellis ve diğ., 2005). Kısaca, senesensin oksin ile düzenlenmesine dair bol miktarda bilgi bulunmasına rağmen, bu fitohormonun rolü hala karmaşık görünmektedir ve daha fazla araştırmaya ihtiyaç duyulmaktadır. Aslında, senesensin teşvik edilmesinde veya engellenmesinde spesifik oksin rollerinin doğru bir şekilde anlaşılması, çözümlenmemiş ciddi bir problem olmaya devam etmektedir. O.Y.A. yüzdesi göz önüne alındığında Hoagland solüsyonunda yetişen ve IAA uygulanan fidelerin kotiledonlarında gözlenen senesensin hızlanmasına paralel olarak taze ağırlıkta, klorofil ve karotenoid içeriklerinde, total protein miktarında azalmalar, peroksidaz aktivitesinde artış tespit edilmiştir. Bu sonuçlar IAA uygulamasının senesensi teşvik ettiğini gösterir niteliktedir. O.Y.A. yüzdesine bakıldığında Hoagland solüsyonunda yetişen ve GR24 uygulanan fidelerin kotiledonlarında gözlemlenen senesens hızının artışı, IAA etkisine benzer şekilde taze ağırlıkta, klorofil ve karotenoid içeriklerinde azalmalar meydana gelmiş, ancak total protein miktarında ise uygulama yapılmayan fidelerin kontrolüne göre fark oluşumu gözlenmemiştir. Bu fark Hoagland ortamında yetişen ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarına GR24 uygulamasının, o günlerde anabolik ve katabolik yıkım sürecini kontrol eden enzim proteinlerinin transkripsiyon stabilitesine bağlanmıştır. IAA uygulaması sırasında senesens daha erken ve daha hızlı meydana geldiği için protein miktarında anlamlı ve belirgin fark ortaya çıkmıştır. IAA ve GR24 uygulaması peroksidaz aktivitesinde artışa neden olması, IAA ile GR24 uygulamasının senesensi teşvik ettiğini gösterir niteliktedir. Senesens süreci esnasında klorofil ve total çözünür proteinlerin bozulduğu ve proteolitik aktivitenin arttığı da bilinmektedir (Reyes-Arribas ve diğ., 2001).

Senesens sırasında hücrel ROT konsantrasyonu artmakta, antioksidan savunma sistemleri ile ROT üretimi arasındaki denge bozulmaktadır. Stres altında yetişen fidelerde ROT üretiminin artışı lipit peroksidasyon artışına, protein oksidasyonuna, nukleik asit degenerasyonuna, enzim aktivasyonunun inhibisyonuna neden olmaktadır (Smirnoff, 1993; Sgherry, ve diğ., 1996; Büyük ve diğ., 2012). Koruyucu moleküllerden olan prolin (ozmolit) stres tarafından oluşturulan ROT'un temizlenmesinde görev alan bir proteindir. Bu çalışmada çoğu bulgular IAA in senesensi teşvik ettiğine işaret etmekte ancak stres koşulunda ve artan ROT koşulunda MDA ve prolin içeriklerinin düşük miktarda olduğu tespit edilmiştir. Bu sonuç IAA in tuz stresinde iyileştirici etkisini ifade etmiştir.

Hoagland ortamında yetişen fidelerin tüm bulguları IAA nın ve GR24 ün senesensi teşvik ettiğine işaret etmekle birlikte, MDA ve prolin içeriğinin artış göstermediği aksine düşüş gösterdiği saptanmıştır. Senesens sürecindeki bitkiler oksidatif strese cevap olarak ROT nin kontrolünü ve detoksifikasyonunu sağlayan çeşitli antioksidatif savunma mekanizmaları geliştirmektedirler. Bu koruma sistemi çalışmadığı ya da yetersiz olduğu durumlarda ise bitki hücrelerinde ölüm meydana gelmektedir (Büyük ve diğ., 2012). Diğer yandan, biyotik ve abiyotik stres koşuluna maruz kalarak gelişen fidelerde de senesens daha erken meydana gelmektedir. Stres koşuluna maruz kalan fidelerde oksinin, ABA cevap genlerinin anlatımını ve ROT metabolizmasını etkileyerek en azından kısmen strese karşı direncin pozitif düzenlemesine katılabileceğini göstermiştir (Shi ve diğ., 2014). Nitekim yapılan bu çalışmada da tuz ortamında yetişen ayçiçeği fidelerinin kotiledonlarının senesensinin, Hoagland ortamında yetişen fidelerin kotiledonlarına nazaran oldukça hızlandığı tespit edilmiştir. Ancak tuz ortamında IAA uygulaması senesensi geciktirici etki yapmıştır. GR24 uygulaması ise sürecin sonunda senesensi hızlandırıcı etki yapmıştır.

Yaprak senesensinin düzeninin anlaşılabilmesi oldukça karmaşıktır. Yabani tip bitkilerin ve senesense mutant bitkilerin analizleri, anatomik olarak her bir yaprağın 3 gelişme fazına girdiğini göstermiştir. Genç yapraklar yaprak senesensiyle birlikte stres sinyallerine cevap veremezler. Kısaca yaprak olgunluğa ulaşmadan önce çevresel değişikliklere cevap verebildiği gelişim programını, yaprakların hızlı senesensi ile değiştirir. Bununla birlikte uygun ortamlarda yaprak yeşil kalır ve fotosentetik olarak aktif olur. Gelişme fazının sonunda yaprak, genetik programa bağlı olarak çevre etkisinden bağımsız bazen de çevre faktörlerine bağlı (erken senesens) olarak senesense gider. Gelişme fazındaki değişiklikler yaprak yaşına bağlıdır. İzole

edilmiş mutantlar bireysel faza doğru gider ancak zamanlama, yaprak-yaş algılamasının değişmesi sonucu farklıdır. Bu süreç birçok karmaşık iç ve dış faktörlerin kontrolünde belli genetik programların yerine getirilmesine bağlıdır.

Prolin, hücre içerisinde sitoplazma ve vakuol arasındaki osmotik düzenleyicidir (Delauney ve Verma, 1993). Stres ortamında hücre prolin miktarını artırarak sitoplazma pH'sını düzenlemeye çalışmaktadır (Venekamp, 1989). Son yıllarda enzim koruyucusu ve makro moleküller ile organellerin yapısında bir sabitleyici olarak rol aldığı (Gadallah, 1999) ileri sürülmüştür. Tuz stresinde prolin birikiminin nedenleri tam olarak açıklanamasa da tuza toleransın bir göstergesi olarak kabul edilmektedir (Lin ve Kao 1996; Lutts ve diğ., 1996). Yapılan birçok çalışmada, tuz stresıyla birlikte lipid peroksidasyonunun ve buna bağlı olarak MDA'nın arttığı ifade edilmiştir (Doğan ve diğ., 2010; Doğan, 2012; Baran ve Doğan, 2014). Nitekim yaptığımız bu araştırmada tuz ortamında yetişen fidelerin kotiledonlarındaki prolin içeriğinde optimum koşulda yetişen fidelerin kotiledonlarındaki prolin içeriğine göre anlamlı çok belirgin bir artış saptanmıştır. Bu bulgular yukarıda bahsedilen çalışmalar ile paralellik sağlamış ve benzer şekilde değerlendirilmiştir. Ancak IAA ve GR24 uygulamasının özellikle IAA uygulamasında tüm analizlerde tuzluluğu olumlu yönde düzenlediği ortaya çıkmıştır. Prolin ve MDA miktarının bu kotiledonlarda düşük çıkması, paralel olarak POD aktivitesinin azalması membran tahribatını azalttığını ifade etmektedir. Bu durum IAA'nın ve kısmen GR24'ün stres koşulunu tolere ederek iyileştirici etki yapmasına bağlanmıştır.

O.Y.A. yüzdesini göz önüne aldığımızda, Hoagland+NaCl solüsyonunda yetişen ve IAA uygulanan fidelerin kotiledonlarında gözlenen senesensin gecikmesi esnasında taze ağırlıklarda, klorofil ve karotenoid içeriklerinde, total protein miktarında artışlar meydana gelmiştir. Aynı koşullardaki kotiledonların peroksidaz aktivitesinde, MDA ve prolin miktarlarında düşüş tespit edilmiştir. Bu sonuçlar IAA uygulamasının lipid peroksidasyonunu azalttığını, membran yapısının korunduğunu ve senesensin geciktiğini, tuz stresinin yarattığı toksik etkinin iyileştirici etki gösterdiğini ispatlamıştır. O.Y.A. yüzdesine bakıldığında tuzlu ortamda yetişen ve GR24 uygulanan fidelerin kotiledonlarında gözlemlenen senesens hızının her ne kadar IAA etkisi kadar güçlü olmasa da O.Y.A.%si ve taze ağırlık indikatörü dışında klorofil ve karotenoid içeriklerindeki, total protein miktarındaki artışlar, peroksidaz enzim aktivitesindeki, MDA ve prolin miktarlarındaki düşüşler nedeniyle GR24 uygulamasının senesensi geciktirici etki yaptığı düşünülmüştür.

Fitohormonlar, bitki metabolizmasını düzenleyerek tuz stresini hafifletmeye yardımcı olmaktadır. Tüm serilere ait bitkiler göz önüne alındığında, Hoagland ve tuz ortamında yetişen fideler kıyaslandığında kotiledondaki fotosentetik pigmentler ve su ilişkisi özelliklerine bağlı taze ağırlık miktarları tuz stresi altında düşüş göstermiştir. Ancak IAA ve GR24 spreyi, Hoagland grubu ile kıyaslandığından tuz ortamında taze ağırlık ve fotosentetik pigmentleri artırmış, senesensi geciktirmiştir. Ayrıca, 10^{-8} M GR24'ün yapraklara uygulaması, tuzluluğun zararlı etkilerini azaltmada IAA kadar etkili olmamıştır.

Yaprak senesensinin strigolakton tarafından düzenlenmesinin altında yatan moleküler mekanizma hakkında çok az şey bilinmektedir. Ueda ve Kusaba (2015) yaptığı bir çalışmada, strigolakton biyosentez mutantlarının analizleri ve strigolakton uygulanmış deneylerde, strigolaktonun yaprak senesensini desteklediğini göstermiştir. Ayrıca, elde ettikleri sonuçlara göre karanlığın neden olduğu yaprak senesensinin etkin bir şekilde ilerlemesi esnasında hem etilen sentezinin hem de strigolakton sentezinin indüklendiğini göstermiştir. Yamada ve diğ. (2014), sentetik SL analogu olan GR24'ün senesens sürecindeki rolünü saptamak amacıyla, pirinçte mutant kullanarak yaprak senesensi üzerindeki etkilerini araştırmıştır. Araştırmacılar GR24 ün SL-eksik mutantlarında normal yaprak senesensi sağladığını, SL-duyarsız mutantlarda senesens sürecini etkilemediğini ifade etmiştir. Yamada ve Umehara (2015), strigolaktonların üretiminin azot ve fosfor eksikliğine cevap olarak teşvik olduğunu ve yaprak senesensini hızlandırdığını ifade etmiştir. Yaprak senesensi besin yönünden zayıf olan ortamda hızlanmakta ve besinler yaşlı yapraklardan genç dokulara ve tohumlara taşınmaktadır. Strigolaktonlar, rizosferdeki besin seviyelerine cevap olarak önemli sinyaller moleküller olarak hareket edebilmektedir. Ksilogenez hücre seviyesinde meydana gelen senesense örnek bir süreçtir. Agusti ve diğ. (2011) vaskular kambiyum oluşumunun teşvikinde SL sinyalinin gerekli olduğunu ve oksin sinyal yolu ile güçlü bir şekilde etkileşime girdiğini göstermişlerdir. Bu bilgiler bizim çalışmamızda ileri sürdüğümüz, etkili olarak IAA nın ve GR24 ün senesensi teşvik ettiği yönündeki fikirlerimizi destekler niteliktedir. Bir hücrede senesens süreci ile bağlantılı reseptörler henüz mevcut değilse, o hücrenin senesens sinyalini algılaması da söz konusu değildir. Dolayısıyla IAA nın senesens sinyali olarak iş görebilmesi için senesense uğrayacak hedef organların hücrelerinde IAA i senesens sinyali olarak algılayacak reseptörlerin sentez edilmesi gerekmektedir. Teorik olarak, senesens sürecinde IAA i senesens sinyali olarak algılayacak reseptörlerin henüz sentez edilmemiş olmasıyla açıklamak literatür verileri sayesinde de mümkündür. Yapılan bir çalışmada plazma zarında, IAA i bağlayan ve biri

diğerinden farklı zamanda meydana gelen iki farklı reseptör proteini saptanmıştır. Bu proteinlerden birincisinin büyüme ile ilgili olduğu, ikincisinin ise henüz ne ile ilgili olduğu hala tespit edilememiştir (Shinomura ve ark. , 1988; Jones ve ark, 1989; Jones, 1994). Bu çalışmada da IAA i bağlayan ikinci proteinin senesens sinyalinin reseptörü olması ihtimali üzerinde durulabilir. Özetle:

1. Bu çalışma büyüme hormonu oksin (IAA) in ve büyüme hormonu kategorisine dahil edilmeye aday strigolakton (GR24) un senesens sürecine etkisi; optimum koşullarda ve stres koşulunda aynı etkiyi gösterip göstermeyeceği amacıyla yapılmıştır.
2. Yapılan deneyler sonucunda optimum koşullarda genel olarak IAA ve GR24 ün senesensi teşvik ettiği, IAA nın GR24 e göre bu süreçte daha etkili olduğu tespit edilmiştir.
3. Tuz stresi koşulunda yetişen fidelerin kotiledonlarındaki senesens oldukça hızlanmış ve erken meydana gelmiştir. IAA ve GR24 bu ortamda meydana gelen hızlı süreci yavaşlatarak bitkiyi strese karşı koruyucu, iyileştirici etki göstermiştir. Bu etki yine IAA da daha fazla olmuştur.
4. IAA in optimum koşullarda senesensi teşvik etmesi, daha önce yapılan çalışmalarda ifade edildiği gibi, IAA nın senesens sinyali olarak senesens sürecini başlattığı, hedef hücrelerde senesens ile ilgili IAA reseptörlerinin sentez edilmesine bağlanmıştır. IAA yı kapsayan bir sinyal-reseptör varlığı somut olarak ortaya koyulamadığından bir sonraki çalışmada ilk adım bu süreçte sinyal-reseptör, gen anlatımları ile ilgili çalışılacaktır.
5. Tuz stresinde senesensin IAA ve GR24 tarafından gecikmesi, stres koşulunda mekanizmanın farklı çalıştığını ortaya koymuştur. Tuz stresinde senesensin geciktirilmesi ile ilgili sinyal-reseptör ve gen anlatımları üzerine çalışmalar yapılacak, sinyal reseptör bağlamında aradaki farklar araştırılacaktır.

Bu konu bir sonraki adımda reseptör ve gen anlatımları bağlamında aydınlatılmaya çalışılacak senesensin geciktirilmesi halinde meyve veriminin artacağı düşünülmüştür. Bu bilgiler, tarım ve ziraatte kullanıldığı takdirde küresel ısınmaya dayalı bitki gelişim sıkıntılarının aşılmasına destek olacaktır.

KAYNAKLAR

- Addicott FT, Lynch RS, Carns HR. 1955. Auxin gradient theory of abscission regulation. *Science* 121, 644–645.
- Agusti, J., Herold, S., Schwarz, M., Sanchez, P., Ljung, K., Dun, E.A., Brewer, P.B., Beveridge, C.A., Sieberer, T., Sehr, E.M. and Greb, T., 2011. Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), pp.20242-20247.
- Agusti, J., Herold, S., Schwarz, M., Sanchez, P., Ljung, K., Dun, E. A., et al. 2011. Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *PNAS*, vol.108 (50), 20242–20247.
- Aharoni, N.; Anderson, J.D.; Lieberman, M. 1979. Production and action of ethylene in senescing leaf discs: Effect of indoleacetic Acid, kinetin, silver ion, and carbon dioxide. *Plant Physiol.*, 64, 805–809
- Ahmad, R., Hussain, S., Anjum, M.A., Khalid, M.F., Saqib, M., Zakir, I., Hassan, A., Fahad, S. and Ahmad, S., 2019. Oxidative Stress and Antioxidant Defense Mechanisms in Plants Under Salt Stress. In *Plant Abiotic Stress Tolerance* (pp. 191-205). Springer, Cham
- Akiyama, K., Matsuzaki K.-I., Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435, 824.
- Al-Babili, S. and Bouwmeester, H. J. 2015. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 161-186.
- Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al-Babili S 2012. The path from beta-carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science* 335:1348–1351
- Almansouri, M., Kinet, J.M., Lutts, S., 2001. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant Soil* 231, 243–254.
- Anonim, 2017, Türkiye İstatistik Kurumu (TÜİK), <http://www.tuik.gov.tr>, [Ziyaret Tarihi: 12 Ağustos 2019].
- Anonim, 2018a, <https://nutritiondata.self.com/facts/nut-and-seed-products/3077/2>, [Ziyaret Tarihi: 09 Kasım 2019].
- Anonim, 2018b, Bitkisel Yağ Sanayicileri Derneği Verileri, <https://www.bysd.org.tr/tr/istatistikler>, [Ziyaret Tarihi: 10 Eylül 2018].
- Anonim, 2019, Sunflower Update, https://apps.fas.usda.gov/newgainapi/api/report/downloadreportbyfilename?filename=Sunflower%20Update_Kiev_Ukraine_2-5-2019.pdf, [Ziyaret tarihi: 15 Kasım 2019].

- Ashraf, M. ve Fatima, H., 1995. Responses of Some Salt Tolerant and Salt Sensitive Lines of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.), *Acta Physiologica Plantarum*, 17, 61-71.
- Ashraf, M. ve Harris, P.J.C., 2004. Potential Biochemical Indicators of Salinity Tolerance in Plants, *Plant Science*, 166, 3-16.
- Ashraf, M., 1994. Organic Substances Responsible for Salt Tolerance in *Eruca sativa*, *Biologia Plantarum*, 36, 255–259.
- Ay N., Janack B., Humbeck K. (2014) Epigenetic control of plant senescence and linked processes. *Journal of Experimental Botany*, 65, 3875–3887.
- Bainbridge, K., Sorefan, K., Ward, S., Leyser, O. 2005. Hormonally controlled expression of the Arabidopsis MAX4 shoot branching regulatory gene. *Plant J* 44: 569–580.
- Bangerth, F., Li, C.J., Gruber, J. 2000. Mutual interaction of auxin and cytokinins in regulating correlative dominance. *Plant Growth Regul* 32: 205–217.
- Baran, A. and Doğan, M. 2014. Tuz Stresi Uygulan Soyada (*Glycine max* L.) Salisilik Asidin Fizyolojik Etkisi, Suleyman Demirel University, *Journal of Natural and Applied Science* 18(1), 78-84.
- Barlow P.W. (1982) Cell death – an integral plant of plant development. In: Jackson MB, Grout B, Mackenzie IA, (Eds), *Growth Regulators in Plant Senescence*. Vol. 8. British Plant Growth Regulator Group Monograph, Wantage, UK, pp 27–45.
- Bates, L.S., Waldren, R.P. and Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), pp.205-207.
- Battaglia, M., Olvera-Carillo, Y., Garcarrubio, A., Campos, F. ve Covarrubias, A., 2008. The Enigmatic LEA Proteins and Other Hydrophilins, *Plant Physiology*, 148, 6-24.
- Bhushan,D.; Pandey,A.;Choudhary,M.K.;Datta,A.;Chakraborty, S.; Chakraborty, N. Comparative Proteomics analysis of differentially expressed proteins in chickpea extracellular matrix during dehydration stress. *Mol. Cell. Proteomics* 2007, 6, 1868–1884.
- Blum, A., 1986. Breeding Crop Varieties for Stress Environments, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2, 199-237.
- Birecka, H., Briber, K.A. and Catalfamo, J.L., 1973. Comparative studies on tobacco pith and sweet potato root isoperoxidases in relation to injury, indoleacetic acid, and ethylene effects. *Plant Physiology*, 52(1), pp.43-49.
- Boyer, F. D., de Saint Germain, A., Pouvreau, J. B., Clavé, G., Pillot, J. P., Roux, A., et al. 2014. New strigolactone analogs as plant hormones with low activities in the rhizosphere. *Mol. Plant* 7, 675–690. doi: 10.1093/mp/ sst163.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, 72(1-2), pp.248-254.

- Brewer, P. B., Koltai, H. and Beveridge, C. A. 2013. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Mol. Plant* 6, 18-28.
- Buchanan-Wollaston V., Page T., Harrison E., Breeze E., Lim P.O., Nam H.G., Lin J.-F., Wu S.-H., Swidzinski J., Ishizaki K., Leaver C.J. 2005. Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression and signalling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 42, 567–585.
- Burke, K.E., Clive, J., Combs, G.F., Commisso, J., Keen, C.L. and Nakamura, R.M., 2000. Effects of topical and oral vitamin E on pigmentation and skin cancer induced by ultraviolet irradiation in Skh: 2 hairless mice. *Nutrition and cancer*, 38(1).
- Büyük, İ., Soydam-Aydın, S., Aras, S., 2012. Bitkilerin stres koşullarına verdiği moleküler cevaplar. *Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji Dergisi*, 69, 2, 97-100.
- Cai, G., Sobieszczuk-Nowicka E., Aloisi I., Fattorini L., Serafini-Fracassini D., Del Duca S. 2015. Polyamines are common players in different facets of plant programmed cell death. *Amino Acids*, 47, 27–44.
- Chandler, JW. 2009. Local auxin production: a small contribution to a big field. *BioEssays* 31, 60–70.
- Chang H, Jones ML, Banowetz GM, Clark DG. 2003. Overproduction of cytokinins in petunia flowers transformed with PSAG12-IPT delays corolla senescence and decreases sensitivity to ethylene. *Plant Physiology* 132, 2174–2183.
- Ciesielski, T. 1872. Downward curvature of the root. *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*. 1: 1–30.
- Collins, A. 2001. Carotenoids and genomic stability. *Mutat Res*. 475: 1-28.
- Cook, C. E., Whichard, L. P., Turner, B., Wall, M. E. and Egley, G. H. 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154, 1189-1190.
- Cost, P., Neto, A., Bezerra, M., Prisco, T., Filho, E. 2005. Antioxidant enzymatic system of two *Sorghum* genotypes differing in salt tolerance. *Braz J Plant Physiol* 17:139–147.
- Cramer, G.R., Lynch, J., Läuchli, A. and Epstein, E., 1987. Influx of Na⁺, K⁺, and Ca²⁺ into roots of salt-stressed cotton seedlings: effects of supplemental Ca²⁺. *Plant Physiology*, 83(3).
- Criado, M.V., Roberts, I.N., Echeverria M., Barneix A.J. 2007. Plant growth regulators and induction of leaf senescence in nitrogen-deprived wheat plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 26, 301–307.
- Çıngıl-Barış, Ç. and Sağlam-Çağ, S., 2016. The effects of brassinosteroids on sequential leaf senescence occurring in *Glycine max* L., *Int. Jour.Bio-Technol.and Research (IJBTR)*, ISSN(P):2249-6858; ISSN(E):2249-796X, 6(4): 7-16.

- Çulha, Ş., ve Çakırlar, H. 2011. Tuzluluğun Bitkiler Üzerine Etkileri ve Tuz Tolerans Mekanizmaları, AKÜ FEBİD 11, 021002 (11-34).
- Dangl, J. L., Dietrich, R. A. & Thomas, H. 2000. Senescence and programmed cell death. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, ed. B. B. Buchanan, W. Gruissem & R. L. Jones (pp. 1044–1100) (Rockville, MD: ASPP).
- Darwin, C. 1880. The Power of Movement in Plants. J. Murray, London, UK.
- Davies, PJ 2004. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, Action. Kluwer, Dordrecht, Publisher: Springer Nature
- Decker, E. L., Alder, A., Hunn, S., Ferguson, J., Lehtonen, M. T., Scheler, B. 2017. Strigolactone biosynthesis is evolutionarily conserved, regulated by phosphate starvation and contributes to resistance against phytopathogenic fungi in a moss, *Physcomitrella patens*. New Phytol. 216, 455–468. doi: 10.1111/nph.14506.
- Delauney, A.J, Verma, D.P.S., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. The Plant Journal 4, 215-223.
- Doğan, M., 2012. Investigation of the effect of salt stress on the antioxidant enzyme activities on the young and old leaves of salsola (*Stenoptera*) and tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). African Journal of Plant Science, 6(2), 62-72.
- Doğan, M., Tıpırdamaz, R., Demir, Y., 2010. Effective salt criteria in callus- cultured tomato genotypes, A. Journal of Biosciences, 65, 613–618.
- Ellis CM, Nagpal P, Young JC, Hagen G, Guilfoyle TJ, Reed JW. 2005. Auxin Response Factor1 and Auxin Response Factor2 regulates senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. Development 132, 4563–4574.
- Eyidogan F, Oz MT, Yucel M, Oktem HA. 2012. Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses. In: Khan NA, Nazar R, Iqbal N, Anjum NA (eds) Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Springer, Berlin, pp 1–48.
- Fahad, S., Hussain, S., Matloob, A., Ahmed, F.K., Khaliq, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D., Khan, F., Ullah, N., Faiq, M., Rafiullah, M.K., Khan, A. T., Khan, A., Ullah, A. Ullah, N., Huang, J. 2015. Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review, Plant Growth Regul., Volume 75, Issue 2, pp 391–404.
- Foo, E. and Davies, N.W., 2011. Strigolactones promote nodulation in pea. Planta, 234(5), p.1073.
- Gadallah, M.A.A., 1999. Effects of proline and glycinebetaine on *Vicia faba* responses to salt stress. Biologia Plantarum, 42(2), 249-257.
- Gan S, Amasino RM. 1995. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. Science 270, 1986–1988.
- Gan S. 2007. Senescence process in plants. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 145–170

- Gan S., Amasino R.M. 1997. Making sense of senescence. *Plant Physiology*, 113, 313–319.
- Gaur, A., Grupa, S.K. 1994. Lipid components of mustard seeds (*Brassica juncea* L.) as influenced by cadmium levels. *Plant Foods Hum Nutr*, 46: 93-102.
- Gay AP, Thomas H. 1995. Leaf development in *Lolium temulentum*: photosynthesis in relation to growth and senescence. *New Phytologist*, 130, 159–168.
- Golldack, D., Quigley, F., Michalowski, C.B., Kamasani, U.R. and Bohnert, H.J., 2003. Salinity stress-tolerant and-sensitive rice (*Oryza sativa* L.) regulate AKT1-type potassium channel transcripts differently. *Plant molecular biology*, 51(1), pp.71-81.
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P. B., Puech-Pagès, V., Dun, E. A., Pillot, J.-P., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portais, J.-C. et al. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455, 189-194.
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P. B., Puech-Pages, V., Dun, E. A., Pillot, J. P. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455, 189–194. doi: 10.1038/nature07271
- Gorovits, R. ve Czosnek, H., 2008. Expression of Stress Gene Networks in Tomato Lines Susceptible and Resistant to Tomato Yellow Leaf Curl Virus in Response to Abiotic Stresses, *Plant Physiology and Biochemistry*, 46, 482-492.
- Gören, N., Sağlam-Çağ, S. 2007. The Effect of Indole-3-acetic acid and benzyladenine on sequential leaf senescence on *Helianthus annuus* L. seedlings. *Biotechnol. Biotec. Eq.* 21:322-327.
- Gray WM (2004) Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol* 2:E311
- Grbić, V. and Bleecker, A.B., 1995. Ethylene regulates the timing of leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 8(4), pp.595-602.
- Guo Y., Cai Z., Gan S. 2004. Transcriptome of *Arabidopsis* leaf senescence. *Plant, Cell and Environment*, 27, 521–549.
- Guo Y., Gan S. 2005. Leaf senescence: signals, execution, and regulation. *Current Topics in Developmental Biology*, 71, 83–112.
- Guo, S., Ge, Y. and Jom, K.N., 2017. A review of phytochemistry, metabolite changes, and medicinal uses of the common sunflower seed and sprouts (*Helianthus annuus* L.). *Chemistry Central Journal*, 11.
- Ha, C. V., Leyva-Gonzalez, M. A., Osakabe, Y., Tran, U. T., Nishiyama, R., Watanabe, Y., et al. 2014. Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111, 851–856. doi: 10.1073/pnas.1322135111.
- Hamiaux, C., Drummond, R.S., Janssen, B.J., Ledger, S.E., Cooney, J.M., Newcomb, R.D., Snowden, K.C. 2012. DAD2 is an alpha/beta hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone. *Curr. Biol.*, 22, 2032–2036.

- Hansen H, Grossmann K. 2000. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition. *Plant Physiology* 124, 1437–1448.
- Harrison MA (2012) Cross-talk between phytohormone signaling pathways under both optimal and stressful environmental conditions. In: Khan NA, Nazar R, Iqbal N, Anjum NA (eds), *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Springer, Berlin, pp 49–76.
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J-K. ve Bohnert, H.J., 2000. Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463-99.
- Hayward, A., Stirnberg, P., Beveridge, C., Leyser, O. 2009. Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control. *Plant Physiol* 151: 400–412.
- He Y., Fukushige H., Hildebrand D.F., Gan S. 2002. Evidence supporting a role of jasmonic acid in *Arabidopsis* leaf senescence. *Plant Physiology*, 128, 876–884.
- Heath, R.L. and Packer, L., 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of biochemistry and biophysics*, 125(1), pp.189-198.
- Hoagland, D.R., Arnon, D.I., 1950. *The Water-Culture Method for Growing Plants Without Soil*. California Agricultural Experiment Station, Circular 347, University of California, Berkeley, California.
- Hodges, D.M., DeLong, J.M., Forney, C.F. 1999. Prange RK. Improving the thiobarbituric acid-reactivesubstances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207: 604–11.
- Hong, S. B., Sexton, R. and Tucker, M. L. 2000. Analysis of gene promoters for two tomato polygalacturonases expressed in abscission zones and the stigma. *Plant Physiol.* 123, 869-881.
- Hou, K., Wu, W. and Gan, S.S., 2013. SAUR36, a small auxin up RNA gene, is involved in the promotion of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 161(2), pp.1002-1009.
- Hörtensteiner, S. and Feller, U., 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), pp.927-937.
- Huang, B., 2006. *Cellular Membranes in Stress Sensing and Regulation of Plant Adaptation to Abiotic Stresses, Plant-Environment Interactions*, Published by CRC/Taylor and Francis, 416p.
- Hundertmark, M. ve Hinch, D.K., 2008. LEA (Late Embryogenesis Abundant) Proteins and Their Encoding Genes in *Arabidopsis thaliana*, *BMC Genomics*, 9(118), 1-22.
- Hussain, S., Khaliq, A., Matloob, A., Wahid, M.A., Afzal, I. 2013. Germination and growth response of three wheat cultivars to NaCl salinity. *Soil Environ* 32:36–43.

- Iqbal N, Umar S, Khan NA, Khan MIR 2014. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism. *Environ Exp Bot* 100:34–42.
- Javid, M.G., Sorooshzadeh, A., Moradi, F., Sanavy, S.A.M.M., Allahdadi, I. 2011. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Aust J Crop Sci* 5:726–734.
- Jibrán, R.; Hunter, D.A.; Dijkwel, P.P. 2013. Hormonal regulation of leaf senescence through integration of developmental and stress signals. *Plant Mol. Biol.*, 82, 547–561.
- Jung, J., Park, C. 2011. Auxin modulation of salt stress signaling in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Signal Behav* 6:1198–1200.
- Juvany, M., Müller, M. & Munné-Bosch, S. 2013. Photo-oxidative stress in emerging and senescing leaves: a mirror image? *Journal of Experimental Botany*, 64, 3087–98.
- Kahanak, G.M., Okatan Y., Rupp, D.C., Noodén, L.D. 1978. Hormonal and genetic alteration of monocarpic senescence in soybeans. *Plant Physiol.* 61:26.
- Kaplan-Dalyan, E. and Sağlam-Çağ, S., 2013. The effect of epibrassinolide on senescence in horizontal sunflower (*Helianthus annuus* L.) seedlings, *IUFS J Biol.*, 72(1): 33-44.
- Kapulnik, Y., Delaux, P. M., Resnick, N., Mayzlish-Gati, E., Wininger, S., Bhattacharya, C., et al. 2011. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta* 233, 209–216.
- Kaya, A., Doganlar, Z.B., 2016. Exogenous jasmonic acid induces stress tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum*) exposed to imazapic. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 124:470–479.
- Kaya, M.D., İpek, A., Öztürk, A., 2003. Effects of different soil salinity levels on germination and seedling growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Turk. J. Agric. For.* 27, 221–227.
- Kaya, M.D., Okçu, G., Atak, M., Çıkılı, Y., Kolsarıcı, Ö. 2006. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.), *Europ. J. Agronomy* 24: 291–295.
- Khajeh-Hosseini, M., Powell, A.A., Bingham, I.J., 2003. The interaction between salinity stress and seed vigour during germination of soybean seeds. *Seed Sci. Technol.* 31, 715–725.
- Kim JI, Sharkhuu A, Jin JB, et al. 2007. yucca6, a dominant mutation in *Arabidopsis*, affects auxin accumulation and auxin-related phenotypes. *Plant Physiology* 145, 722–735.
- Kim, J.I., Murphy, A.S., Baek, D., Lee, S.W., Yun, D.J., Bressan, R.A. and Narasimhan, M.L., 2011. YUCCA6 over-expression demonstrates auxin function in delaying leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 11, pp. 3981–3992.
- Komatsu, S., Konishi, H. and Hashimoto, M., 2006. The proteomics of plant cell membranes. *Journal of experimental botany*, 58(1), pp.103-112.

- Kögel, F., and D. G. F. R. Kostermans. 1934. Heteroauxin as a metabolite of lower plant-like organisms. Isolation from yeast. Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem. 228:113–121.
- Krupa, Z., Baszynski, T. 1989. Acyl lipid composition of thylakoid membranes of cadmium-treated tomato plants. Acta Physiol Plantarum, 11: 111-6.
- Kunz H.H., Scharnewski M., Feussner K., Feussner I., Flügge U.I., Fulda M., Gierth M. (2009) The ABC transporter PXA1 and peroxisomal beta-oxidation are vital for metabolism in mature leaves of *Arabidopsis* during extended darkness. The Plant Cell, 21, 2733–2749.
- Larcher, W., 1995. Physiological Plant Ecology, Published by Springer, ISBN 0-387-09795-3, New York, 506p.
- Leonard, E.R., 1962, Interrelations of Vegetative and Reproductive Growth with Special Reference to Indeterminate Plants, Bot. Rev., 28, 353-410.
- Li, W., Nguyen, K. H., Chu, H. D., Van Ha, C., Watanabe, Y., Osakabe, Y., 2017. The karrikin receptor KAI2 promotes drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. PLoS Genet. 13:e1007076. doi: 10.1371/journal.pgen.1007076.
- Lim P.O., Kim H.J., Nam H.G. 2007. Leaf senescence. Annual Review of Plant Biology, 58, 115–136.
- Lim P.O., Nam H.G. 2007. Aging and senescence of the leaf organ. Journal of Plant Biology, 50, 291–300.
- Lim PO, Lee IC, Kim J, Kim HJ, Ryu JS, Woo HR, Nam HG. 2010. Auxin response factor 2 (ARF2) plays a major role in regulating auxin-mediated leaf longevity. Journal of Experimental Botany 61, 1419–1430.
- Lim, P.O., Woo, H.R., Nam, H.G. 2003. Molecular genetics of leaf senescence in *Arabidopsis*. Trends Plant Sci. 8:272-278.
- Lin, C.C., Kao, C.J., 1996. Proline accumulation is associated with inhibition of rice seedling root growth caused by NaCl. Plant Science, 114, 121-128.
- Lin, T.K., Zhong, L. and Santiago, J.L., 2018. Anti-inflammatory and skin barrier repair effects of topical application of some plant oils. International journal of molecular sciences, 19(1).
- Lohman, K.N., Gan, S., John, M.C., Amasino, R.M., 1994, Molecular Analysis of Natural Leaf Senescence in *Arabidopsis thaliana*, Physiol. Plant, 92, 322-328.
- Lu, I.L., Sutter, E., Burger, D. 2001. Relationships between benzyladenine uptake, endogenous free IAA levels and peroxidase activities during upright shoot induction of *Cymbidium ensifolium* cv. Yuh Hwa rhizomes in vitro. Plant Growth Regul. 35:161-70.
- Lutts, S., Kinet, J.M., Bouharmont, J., 1996. NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance, Annals of Botany, 78, 389-398.

- Lv, S., Zhang, Y., Li, C., Liu, Z., Yang, N., Pan, L., et al. 2018. Strigolactone triggered stomatal closure requires hydrogen peroxide synthesis and nitric oxide production in an abscisic acid-independent manner. *New Phytol.* 217, 290–304.
- Marques, S.R., Peixoto, C.A., Messias, J.B., Albuquerque, A.R.D. and Silva Junior, V.A.D., 2004. The effects of topical application of sunflower-seed oil on open wound healing in lambs. *Acta Cirurgica Brasileira*, 19(3).
- Masood, A., Shah, N.A., Zeeshan, M., Abraham, G. 2006. Differential response of antioxidant enzymes to salinity stress in two varieties of *Azolla* (*Azolla pinnata* and *Azolla filiculoides*). *Environ Exp Bot* 58:216–222.
- McCabe MS, Garratt LC, Schepers F, Jordi WJRM, Stoop GM, Davelaar E, van Rhijn JHA, Power JB, Davey MR. 2001. Effects of PSAG12-IPT gene expression on development and senescence in transgenic lettuce. *Plant Physiology* 127, 505–516.
- Mei, Y.Y., Wen, Z.W. and Wang, N.N. 2019. Auxin and leaf senescence regulation, *Scientia Sinica Vitae*, Volume 49, Issue 9: 1119-1124.
- Miller J.D., Arteca R.N., Pell E.J. 1999. Senescence associated gene expression during ozone-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 120, 1015–1024.
- Mittler R, Zilinskas BA. 1992. Molecular cloning and characterization of a gene encoding pea cytosolic ascorbate peroxidase. *J Biol Chem*, 267: 21802-7.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. and Van Breusegem, F., 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in plant science*, 9(10), pp.490-498.
- Mueller-Roeber, B. and Balazadeh, S. 2014. Auxin and Its Role in Plant Senescence. *Journal of Plant Growth Regulation*, Volume 33, Issue 1, pp 21–33.
- Munns, R. ve Tester, M., 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance, *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681.
- Munns, R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, cell & environment*, 25(2).
- Murillo-Amador, B., Lopez-Aguilar, R., Kaya, C., Larrinaga-Mayoral, J., Flores-Hernandez, A., 2002. Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea. *J. Agron. Crop Sci.* 188, 235–247.
- Mustafa, Z, Pervez, M.A., Ayyub, C.M., Matloob, A., Khaliq, A., Hussain, S., Ihsan, M.Z., Butt, M. 2014. Morpho-physiological characterization of chilli genotypes under NaCl salinity. *Soil Environ* 33:133–141.
- Mwale, S.S., Hamusimbi, C., Mwansa, K., 2003. Germination, emergence and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in response to osmotic seed priming. *Seed Sci. Technol.* 31, 199–206.

- Noh Y, Amasino R. 1999. Identification of a promoter region responsible for the senescence-specific expression of. SAG12. *Plant Molecular Biology* 41, 181–194.
- Noodén LD, Singh S, Letham DS. 1990. Correlation of xylem sap cytokinin levels with monocarpic senescence in soybean. *Plant Physiology* 93, 33–39.
- Noodén, L.D. and Leopold, A.C., 1988, *Senescence and Aging in Plants*, Academic Press, San Diego, Ca, 0-12-520920-7.
- Noodén, L.D. and Murray, B.J., 1982, Transmission of the Monocarpic Senescence Signal Via the Xylem, *Plant Physiol.*, 69(4), 754-756.
- Noodén, L.D., Guamet, J.J., and John, I., 1997, Senescence Mechanisms, *Physiol. Plant.* 101, 746-753.
- Nouairi, I., Ben Ammar, W., Ben Youssef, N., Ben Miled Daoud, D., Habib Ghorbal, M., 2006. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica juncea* and *Brassica napus* leaves. *Plant Sci*, 170: 511-9.
- O'Neill S.D. 1997. Pollination regulation of flower development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 547–574.
- Okatan, Y., Kahanak, G.M. and Noodén, L.D., 1981, Characterization and Kinetics of Soybean Maturation and Monocarpic Senescence, *Physiol. Plant.*, 52, 330-338.
- Palni, L.M.S., Burch, L., Horgan, R. 1988. The effect of auxin concentration on cytokinin stability and metabolism. *Planta* 174:231-234.
- Pandey, A.; Rajamani, U.; Verma, J.; Subba, P.; Chakraborty, N.; Datta, A.; Chakraborty, S.; Chakraborty, N. Identification of extracellular matrix proteins of rice (*Oryza sativa* L.) involved in dehydration responsive network: a proteomic approach. *J. Proteome Res.* 2010, 9, 3443–3464.
- Parida, A.K. ve Das, A.B., 2005. Salt Tolerance and Salinity Effects on Plants: a Review, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60, 324-349.
- Park, J., Kim, Y.S., Kim, S.G., Jung, J.H., Woo, J.C., Park, C.M. 2011. Integration of auxin and salt signals by the NAC transcription factor NTM2 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 156:537–549.
- Parlitz, S., Kunze, R., Mueller-Roeber, B. and Balazadeh, S., 2011. Regulation of photosynthesis and transcription factor expression by leaf shading and re-illumination in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Journal of plant physiology*, 168(12), pp.1311-1319.
- Parsons, T.R., Strickland, J.D.H., (1963). Discussion of Spectrophotometric Determination of Marine Plant Pigments, with Revised Equations for Ascertaining Chlorophylls and Carotenoids. *Journal of Marine Research*, 21(3): 115-163.
- Pessaraki, M. ve Szabolcs, I., 1999. Soil Salinity and Sodicity as Particular Plant/Crop Stress Factors, *Handbook of Plant Crop Stress*, ISBN 0-8247-1948-4, New York, 1198 p.

- Pi, Y., Jiang, K., Cao, Y., Wang, Q., Huang, Z., Li, L., Hu, L., Li, W., Sun, X. ve Tang, K., 2009. Allene Oxide Cyclase from *Camptotheca acuminata* Improves Tolerance Against Low Temperature and Salt Stress in Tobacco and Bacteria, *Molecular Biotechnology* , 41(2), 115-122.
- Prochazkova, D., Wilhelmova, N. 2007. Leaf senescence and activities of the antioxidant enzymes. *Biol Plant* 51:401–406.
- Qing, X., Zhao ,X., Hu, C., Wang, P., Zhang, Y., Zhang, X., Wang, P., Shi, H., Shi, H., Jia, F., Qu, C., 2015. Selenium alleviates chromium toxicity by preventing oxidative stress in cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *Pekinensis*) leaves. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 114: 179–189.
- Qiu, Z., Guo, J., Zhu, A., Zhang, L., Zhang, M., 2014. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 104: 202-208.
- Quariti, O., Boussama, N., Zarrouk, M., Cherif, A. 1997. Ghorbal MH. Cadmium- and copperinduced changes in tomato membrane lipids. *Phytochemistry*, 45: 1343-50.
- Quirino B, Normanly J, Amasino R. 1999. Diverse range of gene activity during *Arabidopsis thaliana* leaf senescence including pathogen-independent induction of defense-related genes. *Plant Molecular Biology* 40, 267–278.
- Quirino, B. F., Noh, Y., Himmelblau, E. & Amasino, R.M. (2000). Molecular aspects of leaf senescence. *Trends in Plant Science*, 5, 278–82.
- Rahneshan, Z., Nasibi, F. and Moghadam, A.A., 2018. Effects of salinity stress on some growth, physiological, biochemical parameters and nutrients in two pistachio (*Pistacia vera* L.) rootstocks. *Journal of Plant Interactions*, 13(1).
- Reddy, M.P. ve Iyengar, E.R.R., 1999. Crop Responses to Salt Stress: Seawater Application and Prospects, *Handbook of Plant Crop Stress*, ISBN 0-8247-1948-4, New York, 1198p.
- Rengel, Z., 1992. The Role Calcium in Salt Toxicity, *Plant Cell and Environment*, 15, 625-632.
- Reyes-Arribas, T., Barrett, J.E., Huber, D.J., Nell, T.A., Clark, D.G. (2001). Leaf Senescence in A Non-Yellowing Cultivar of Chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*). *Physiol. Plant.*, 111, 540-544.
- Rivero RM, Kojima M, Gepstein A, Sakakibara H, Mittler R, Gepstein S, Blumwald E. 2007. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104, 19631–19636.
- Ruyter-Spira, C., Al-Babili, S., van der Krol, S. and Bouwmeester, H. 2013. The biology of strigolactones. *Trends Plant Sci.* 18, 72-83.
- Ruyter-Spira, C., Kohlen, W., Charnikhova, T., Van Zeijl, A., Van Bezouwen, L., De Ruijter, N., et al. 2011. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root

- system architecture in Arabidopsis: another belowground role for strigolactones? Plant Physiology. 155, 721–734.
- Sabater B., Rodriguez M.T. 1978. Control of chlorophyll degradation in detached leaves of barley and oat through effect of kinetin on chlorophyllase levels. Physiologia Plantarum, 43, 274–276.
- Sachs, T., Thimann, K.V. 1967. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. Am J Bot 54: 136–144.
- Sağlam, S. ve Okatan, Y., 1990, Bazı Epigeik Fidelerde Sırasal Yaprak Senesensi Üzerine İncelemeler, Botanik Bildirileri, X. Ulusal Biyoloji Kongresi, Cilt 1, 249-257
- Sağlam, S., 1989, *Helianthus annuus* L. Fidelerinde Sekuensiyel Senesensin İncelenmesi, Yüksek Lisans Tezi, İstanbul Üniversitesi.
- Sağlam-Çağ, S., 1997. *Helianthus annuus* L.'da sırasal yaprak senesensinin düzeni üzerine mineral besinlerin ve büyüme regülatörlerinin etkileri, Doktora Tezi, İstanbul Üniversitesi.
- Sağlam-Çağ, S., and Okatan, Y., 2014. The effects of zinc (Zn) and C14-indoleacetic acid (IAA) on leaf senescence in *Helianthus annuus* L., Intern. Jour. Plant Physiol. and Biochem., 6(3): 28-33.
- Sairam, R.K. ve Tyagi, A., 2004. Physiology and Molecular Biology of Salinity Stress Tolerance in Plants, Current Science, 86(3), 407-421.
- Scaffidi, A., Waters, M. T., Sun, Y. M. K., Skelton, B. W., Dixon, K. W., Ghisalberti, E. L., et al. 2014. Strigolactone hormones and their stereoisomers signal through two related receptor proteins to induce different physiological responses in Arabidopsis. Plant Physiol. 165, 1221–1232. doi: 10.1104/pp.114.240036.
- Schopfer, P., Liskay, A., Bechtold, M., Frahy, G., Wagner, A. 2002. Evidence that hydroxyl radicals mediate auxin-induced extension growth. Planta 214:821–828.
- Seki, M., Kamei, A., Yamaguchi-Shinozaki, K. ve Shinozaki, K., 2003. Molecular Responses to Drought, Salinity and Frost: Common and Different Paths for Plant Protection, Current Opinion in Biotechnology, 14, 194-199.
- Seltmann M.A., Hussels W., Berger S. 2010b. Jasmonates during senescence: signals or products of metabolism? Plant Signaling & Behavior, 5, 1493–1496.
- Seltmann M.A., Stingl N.E., Lautenschlaeger J.K., Krischke M., Mueller M.J., Berger S. 2010a. Differential impact of lipoxygenase 2 and jasmonates on natural and stress-induced senescence in Arabidopsis. Plant Physiology, 152, 1940–1950.
- Seto Y, Sado A, Asami K, Hanada A, Umehara M, Akiyama K, Yamaguchi S 2014. Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones. Proc Natl Acad Sci USA 111:1640–1645.

- Sgherry, C.L.M., Pinzino, C., Navari-Izzo, F., 1996. Sunflower seedlings subjected to increasing water stress by water deficit: Changes in O₂-production related to the composition of thylakoid membranes. *Physiologia Plantarum*, 96, 446-452.
- Shao, H-B., Chu, L-Y., Jaleel, C.A. ve Zhao, C-X., 2008. Water-deficit Stress-induced Anatomical Changes in Higher Plants, *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 215-225.
- Shi, H., Chen, L., Ye, T., Liu, X., Ding, K. and Chan, Z., 2014. Modulation of auxin content in *Arabidopsis* confers improved drought stress resistance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 82, pp.209-217.
- Shibuya K., Niki T., Ichimura K. 2013. Pollination induces autophagy in petunia petals via ethylene. *Journal of Experimental Botany*, 64, 1111–1120.
- Shimizu-Sato, S., Tanaka, M., Mori, H. 2009. Auxin-cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Mol Biol* 69: 429–435.
- Smirnoff N, Cumbes QJ. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28: 1057–60.
- Smirnoff, N., 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58.
- Snowden, K.C., Simkin, A.J., Janssen, B.J., Templeton, K.R., Loucas, H.M., Simons, J.L., Karunatretnam, S., Gleave, A.P., Clark, D.G., Klee, H.J. 2005. The Decreased apical dominance1/ *Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*, 17, 746–759.
- Soto, M. J., Fernandez-Aparicio, M., Castellanos-Morales, V., Garcia-Garrido, J. M., Ocampo, J. A., Delgado, M. J., et al. 2010. First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa (*Medicago sativa*). *Soil Biol. Biochem.* 42, 383–385. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.11.007.
- Soto, M.J., Fernández-Aparicio, M., Castellanos-Morales, V., García-Garrido, J.M., Ocampo, J.A., Delgado, M.J. and Vierheilig, H., 2010. First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa (*Medicago sativa*). *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), pp.383-385.
- Sousa, M.F., Campos, F.A.P., Prisco, J.T., Enéas-Filho, J. ve Comes-Filho, E., 2003. Growth and Protein Pattern in Cowpea Seedlings Subjected to Salinity, *Biologia Plantarum*, 47(3), 341-346.
- Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, Benavente LM, Xie DY, Doležal K, Schlereth A, Jung G, Alonso JM. 2008. TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell* 133, 177–191.
- Stirnberg P, van De Sande K, Leyser HM 2002. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development* 129: 1131–1141.

- Sun, H. W., Tao, J. Y., Gu, P. Y., Xu, G. H., and Zhang, Y. L. 2016. The role of strigolactones in root development. *Plant Signal. Behav.* 11, 1–2.
- Tanaka, M., Takei, K., Kojima, M., Sakakibara, H., Mori, H. 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J* 45: 1028–1036.
- Tao Y, Ferrer J, Ljung K, et al. 2008. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell* 133, 164–176.
- Taylor J.E., Whitelaw C.A. 2001. Signals in abscission. *New Phytologist*, 151, 323–340.
- Thimann KV. 2000. Senescence in plants. Florida, USA: CRC Press, 85–109.
- Thimann, K. V. 1935. On the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus*. *J. Biol. Chem.* 109:279–291.
- Thomas H, Howarth CJ. 2000. Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany* 51, 329–337.
- Thomas, J.C. ve Bohnert, H.J., 1993. Salt Stress Perception and Plant Growth Regulators in the Halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*, *Plant Physiology*, 103, 1299–1304.
- Thompson J., Taylor C., Wang T.W. 2000. Altered membrane lipase expression delays leaf senescence. *Biochemical Society Transactions*, 28, 775–777.
- Thompson J.E., Froese C.D., Madey E., Smith M.D., Hong Y. 1998. Lipid metabolism during plant senescence. *Progress in Lipid Research*, 37, 119–141.
- Tian, M., Jiang, K., Takahashi, I. and Li, G., 2018. Strigolactone-induced senescence of a bamboo leaf in the dark is alleviated by exogenous sugar, *J Pestic Sci.* 20; 43(3): 173–179.
- Tokunaga, T., Hayashi, H. and Akiyama, K. 2015. Medicaol, a strigolactone identified as a putative didehydro-orobanchol isomer, *from Medicago truncatula*. *Phytochemistry* 111, 91–97.
- Torres-Vera, R., Garcia, J. M., Pozo, M. J., and Lopez-Raez, J. A. 2014. Do strigolactones contribute to plant defence? *Mol. Plant Pathol.* 15, 211–216.
- Tripathi S.K., Tuteja N. 2007. Integrated signaling in flower senescence. *Plant Signaling & Behavior*, 2, 437–445.
- Tucker, M. L., Whitelaw, C. A., Lyssenko, N. N. and Nath, P. (2002). Functional analysis of regulatory elements in the gene promoter for an abscission-specific cellulase from bean and isolation, expression, and binding affinity of three TGA-type basic leucine zipper transcription factors. *Plant Physiol.* 130, 1487–1496.
- Tuteja N (2007) Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods Enzymol* 428:419–438.

- Ueda J., Kato J. 1980. Isolation and identification of a senescence-promoting substance from Wormwood (*Artemisia absinthium* L.). *Plant Physiology*, 66, 246–249.
- Ueda, H. and Kusaba, M. 2015. Strigolactone Regulates Leaf Senescence in Concert with Ethylene in *Arabidopsis*, *Strigolactone and Ethylene in Leaf Senescence*, *Plant Physiology*, Vol. 169, pp. 138–147.
- Ulmasov, T., Hagen, G. and Guilfoyle, T. J. 1997. ARF1, a transcription factor that binds to auxin response elements. *Science* 276, 1865-1868.
- Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K. et al. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455, 195-200.
- Ünal, M. ve Okatan, Y., 1996, Yerçekimi Dengelenmesinin *Helianthus annuus* L. Fidelerinde Sırasal Yaprak Senesensine Etkisi, XIII. Ulusal Biyoloji Kongresi, 32-41. 17-20 Eylül, İstanbul.
- van Doorn W.G., Woltering E.J. 2004. Senescence and programmed cell death: substance or semantics? *Journal of Experimental Botany*, 55, 2147–2153.
- van Doorn W.G., Woltering E.J. 2008. Physiology and molecular biology of petal senescence. *Journal of Experimental Botany*, 59, 453–480.
- Vandenbussche F, Smalle J, Le J, et al. 2003. The *Arabidopsis* mutant *alh1* illustrates a cross talk between ethylene and auxin. *Plant Physiology* 131, 1228–1238.
- Venekamp, J.H., 1989. Regulation of cytosol acidity in plants under conditions of drought. *Physiologia, Plantarum*, 76, 112-117.
- Verhagen, H., Buijsse, B., Jansen, E. and Bueno-de-Mesquita, B., 2006. The state of antioxidant affairs. *Nutrition Today*, 41(6).
- Wagstaff C., Malcolm P., Rafiq A., Leverentz M., Griffiths G., Thomas B., Stead A., Rogers H. 2003. Programmed cell death (PCD) processes begin extremely early in *Alstroemeria* petal senescence. *New Phytologist*, 160, 49–59.
- Wareing P.F., Seth A.K. 1967. Ageing and senescence in the whole plant. In HW Woolhouse, ed, *Aspects of the Biology of Ageing*. Symposium of the Society for experimental Biology, Academic Press, New York 21:543-558.
- Waters, M. T., Gutjahr, C., Bennett, T., and Nelson, D. C. 2017. Strigolactone signaling and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.* 68, 291–322. doi: 10.1146/annurev-arplant-042916-040925.
- Weaver L, Gan S, Quirino B, Amasino R. 1998. A comparison of the expression patterns of several senescence-associated genes in response to stress and hormone treatment. *Plant Molecular Biology* 37, 455–469.

- Went, F. W. 1927. On growth accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. 30:1–19.
- Went, F. W. 1928. The growth substance and growth. Rev. Trav. Bot. Neerl. 25:1–116.
- Wilkinson J.Q., Lanahan M.B., Clark D.G., Bleecker A.B., Chang C., Meyerowitz E.M., Klee H.J. 1997. A dominant mutant receptor from *Arabidopsis* confers ethylene insensitivity in heterologous plants. *Nature Biotechnology*, 15, 444–447.
- Wise, M.J. ve Tunnacliffe, A., 2004. POPP the Question: What Do LEA Proteins Do?, *Trends in Plant Science*, 9 (1), 13-17.
- Woo HR, Chung KM, Park JH, Oh SA, Ahn T, Hong SH, Jang SK, Nam HG 2001. ORE9, an F-box protein that regulates leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 13: 1779–1790.
- Woo, H.R., Kim, H.J., Lim, P.O. and Nam, H.G., 2019. Leaf senescence: Systems and dynamics aspects. *Annual review of plant biology*, 70, pp.347-376.
- Wu, Y., Wang, Q., Ma, Y. ve Chu, C., 2005. Isolation and Expression Analysis of Salt Up-regulated ESTs in Upland Rice Using PCR-based Subtractive Suppression Hybridization Method, *Plant Science*, 168, 847-853.
- Yadav, S.P., Bharadwaj, R., Nayak, H., Mahto, R., Singh, R.K. and Prasad, S.K., 2019. Impact of salt stress on growth, productivity and physicochemical properties of plants: A Review. *IJCS*, 7(2), pp.1793-1798.
- Yamada T., Ichimura K., van Doorn W.G. 2006b. DNA degradation and nuclear degeneration during programmed cell death in petals of *Antirrhinum*, *Argyranthemum*, and *Petunia*. *Journal of Experimental Botany*, 57, 3543–3552.
- Yamada T., Takatsu Y., Kasumi M., Ichimura K., van Doorn W.G. 2006a. Nuclear fragmentation and DNA degradation during programmed cell death in petals of morning glory (*Ipomoea nil*). *Planta*, 224, 1279–1290.
- Yamada Y, Furusawa S, Nagasaka S, Shimomura K, Yamaguchi S, Umehara M., 2014. Strigolactone signaling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta*, Aug;240 (2): 399-408.
- Yamada, A., Saitoh, T., Mimura, T. ve Ozeki, Y., 2002. Expression of Mangrove Allene Oxide Cyclase Enhances Salt Tolerance in *Escherichia coli*, Yeast, and Tobacco Cells, *Plant Cell Physiology*, 43, 903–910.
- Yamada, Y. and Umehara, M., 2015. Possible Roles of Strigolactones during Leaf Senescence, *Plants (Basel)*. 4(3): 664–677.
- Yamada, Y., Furusawa, S., Nagasaka, S., Shimomura, K., Yamaguchi, S. and Umehara, M., 2014. Strigolactone signaling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta*, 240(2), pp.399-408.

- Yamada, Y., Furusawa, S., Nagasaka, S., Shimomura, K., Yamaguchi, S., and Umehara, M. 2014. Strigolactone signaling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta* 240, 399–408.
- Yan H, Saika H, Maekawa M, Takamure I, Tsutsumi N, Kyojuka, J, Nakazono M 2007. Rice tillering dwarf mutant dwarf3 has increased leaf longevity during darkness-induced senescence or hydrogen peroxide-induced cell death. *Genes Genet Syst* 82:361–366
- Yıldız, M. ve Terzi, H., 2008. Effects of NaCl on Protein Profiles of Tetraploid and Hexaploid Wheat Species and Their Diploid Wild Progenitors, *Plant Soil Environment*, 54, 227–233.
- Zeevaart, J.A.D. and Creelman, R.A., 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 39(1), pp.439-473.
- Zhang K., Xia X., Zhang Y., Gan S.S. 2012. An ABA-regulated and Golgi-localized protein phosphatase controls water loss during leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 69, 667–678.
- Zhang, Y., Lv, S., and Wang, G. 2018. Strigolactones are common regulators in induction of stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Signal. Behav.* 13:e1444322.
- Zhao P., Zhang N., Yin Z.J., Liu Y.D., Shen F.F. 2013. Analysis of differentially expressed genes in response to endogenous cytokinins during cotton leaf senescence. *Biologia Plantarum*, 57, 425–432.
- Zhao Y, Christensen SK, Fankhauser C, Cashman JR, Cohen JD, Weigel D, Chory J. 2001. A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis. *Science* 291, 306–309.
- Zhu, J.K., 2000. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 124:941–948.
- Zoumpoulakis, P., Sinanoglou, V., Siapi, E., Heropoulos, G. and Proestos, C., 2017. Evaluating Modern Techniques for the Extraction and Characterisation of Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Seeds Phenolics. *Antioxidants*, 6(3).

ÖZGEÇMİŞ

Kişisel Bilgiler	
Adı Soyadı	Hümeysra ÖZEL
Doğum Yeri	Fatih / İSTANBUL
Doğum Tarihi	12.08.1992
Uyruğu	☒ T.C. ☐ Diğer:
Telefon	+90 535 930 28 38
E-Posta Adresi	humeyra.ozel@ogr.iu.edu.tr
Web Adresi	researchgate.net/profile/Humeyra_Ozel



Eğitim Bilgileri	
Lisans	
Üniversite	İstanbul Üniversitesi
Fakülte	Fen Fakültesi
Bölümü	Biyoloji Bölümü
Mezuniyet Yılı	2015

Yüksek Lisans	
Üniversite	İstanbul Üniversitesi
Enstitü Adı	Fen Bilimleri Enstitüsü
Anabilim Dalı	Biyoloji Anabilim Dalı
Programı	Botanik Programı

Makale ve Bildiriler
The effect of 24-epibrassinolide on the development in spinach (<i>Spinacia oleracea</i> L. var. Matador) seedlings, 2nd International Eurasian Conference on Biological and Chemical Sciences (EurasianBioChem 2019), 28-29 June 2019, Turkey.