



**TRAKYA BÖLGESİNDE YAYILIŞ GÖSTEREN
Orobancha cumana Wallr. PARAZİT
BİTKİLERİNİN DAYANIKLI VE DUYARLI
AYÇİÇEĞİ ÇEŞİTLERİ ÜZERİNDE
YARATMIŞ OLDUĞU OKSİDATİF HASARIN
BELİRLENMESİ**

Fatih ÜDER

**Yüksek Lisans Tezi
Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı Danışman:
Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ**

2018

T.C.
NAMIK KEMAL ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

YÜKSEK LİSANS TEZİ

TRAKYA BÖLGESİNDE YAYILIŞ GÖSTEREN
Orobanche cumana Wallr. PARAZİT BİTKİLERİNİN DAYANIKLI VE
DUYARLI AYÇİÇEĞİ ÇEŞİTLERİ ÜZERİNDE YARATMIŞ OLDUĞU
OKSİDATİF HASARIN BELİRLENMESİ

Fatih ÜDER

TARIMSAL BİYOTEKNOLOJİ ANABİLİM DALI

DANIŞMAN: Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ

TEKİRDAĞ-2018

Her hakkı saklıdır.

Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ danışmanlığında, Fatih ÜDER tarafından hazırlanan “Trakya Bölgesinde Yayılış Gösteren *Orobancha cumana* Wallr. Parazit Bitkilerinin Dayanıklı ve Duyarlı Ayçiçeği Çeşitleri Üzerinde Yaratmış Olduğu Oksidatif Hasarın Belirlenmesi” isimli bu çalışma aşağıdaki jüri tarafından Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı’nda Yüksek Lisans tezi olarak oy birliği ile kabul edilmiştir.

Jüri Başkanı: Prof. Dr. Yalçın KAYA

İmza:

Üye: Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ (Danışman)

İmza:

Üye: Dr. Öğr. Üyesi Behiye Banu BİLGİN

İmza:

Fen Bilimleri Enstitüsü Yönetim Kurulu adına

Prof. Dr. Fatih KONUKCU
Enstitü Müdürü

ÖZET

Yüksek Lisans Tezi

TRAKYA BÖLGESİNDE YAYILIŞ GÖSTEREN *Orobancha cumana* Wallr. PARAZİT BİTKİLERİNİN DAYANIKLI VE DUYARLI AYÇİÇEĞİ ÇEŞİTLERİ ÜZERİNDE YARATMIŞ OLDUĞU OKSİDATİF HASARIN BELİRLENMESİ

Fatih ÜDER

Namık Kemal Üniversitesi

Fen Bilimleri Enstitüsü

Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı

Danışman: Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ

Ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.), dünyada ekimi yapılan en büyük dördüncü yağlı tohum bitkisidir. Ayçiçeği paraziti olan canavar otu (*Orobancha cumana* Wallr.) bitkileri fotosentez yeteneğinden yoksun bitkilerdir. Bu tez çalışmasında, dayanıklı (LG5582) ve duyarlı (Özdemirbey) çeşidi ayçiçeği bitkilerinin biyotik bir stres etmeni olan canavar otuna karşı vermiş olduğu yanıtlar incelenmiştir. Bu amaçla canavar otlarının toprak yüzeyine çıktığı gün ayçiçeği bitkilerinden örneklemeler yapılarak morfolojik (kök uzunluğu, gövde uzunluğu, kök yaş ağırlığı, gövde yaş ağırlığı, kök kuru ağırlığı, gövde kuru ağırlığı, canavar otu enfeksiyon seviyesi, spesifik yaprak alanı) ve biyokimyasal [lipit peroksidasyonu (TBARS) seviyesi, H_2O_2 miktarı, SOD, POX, CAT aktiviteleri ve izoenzimleri] parametrelerdeki değişimler saptanmıştır. Yapılan incelemeler sonucunda canavar otu enfeksiyonu duyarlı çeşitte meydana gelirken dayanıklı çeşitte meydana gelmediği belirlenmiştir. Duyarlı ve dayanıklı çeşitlerinin her ikisinde de tüm bölgelerden toplanan canavar otlarının tüm büyüme parametrelerinde baskılayıcı olduğu saptanmıştır. SLA değerinde tüm gruplarda kontrole oranla her iki ayçiçeği çeşidinde de artış olduğu saptanmıştır. Ayçiçeği yapraklarının ortalama TBARS miktarında duyarlı çeşitte azalma meydana gelirken, dayanıklı çeşitte ise artış olduğu saptanmıştır. Her iki çeşidin yaprak ortalama H_2O_2 içeriğinde azalma, SOD ve POX aktivitesinde artış, CAT aktivitesinde tüm gruplarda anlamlı bir azalma meydana gelmiştir. Duyarlı çeşitte 5 tane, dayanıklı çeşitte ise 6 tane SOD izoenzimi tespit edilmiştir. Duyarlı ve dayanıklı çeşitlerde toplam 6 farklı POX izoenzimi belirlenmiştir. CAT izoenzimleri hiçbir grupta tespit edilmemiştir. Tüm parametreler incelendiğinde ayçiçeğinde canavar otu duyarlılığına Mn-SOD2 izoenziminin neden olabileceği söylenebilir.

Anahatar kelimeler: gündöndü, verem otu, antioksidan savunma sistemi, oksidatif stres

2018, 81 sayfa

ABSTRACT

MSc. Thesis

DETERMINATION OF OXIDATIVE DAMAGE IN SUSCEPTIBLE AND RESISTANT SUNFLOWER HYBRIDS CAUSED BY *Orobanche cumana* Wallr. FROM THRACE REGION

Fatih ÜDER

Namık Kemal University
Graduate School of Natural and Applied Sciences
Department of Agricultural Biotechnology

Supervisor: Assist. Prof. Dr. Sefer DEMİRBAŞ

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) is fourth largest oilseed plant in the world. Sunflower parasitic broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) is lacking the ability of photosynthesis. In this thesis, the responses of resistant (LG5582) and susceptible (Özdemirbey) sunflower varieties to the broomrape as a biotic stressor were examined. For this purpose, sunflower plants were sampled when broomrapes were emerged on the soil surface and changes in morphological (root length, shoot length, fresh root weight, fresh shoot weight, dry root weight, dry shoot weight, broomrape infection level, specific leaf area) and biochemical [level of lipid peroxidation (TBARS), level of H₂O₂, SOD, POX, CAT activities and their isoenzymes] parameters were determined. According to the results, it was determined that the broomrape infection were observed in susceptible variety but there were any broomrape infection in resistant variety. In both of the sunflower varieties It has been determined that broomrape collected from all studied regions has suppressive effect on all growth parameters in both of sunflower varieties. The specific leaf area (SLA) value was also found to increase in both groups of the sunflower varieties compared to the control. The mean TBARS level was decreased in susceptible variety while it was increased in resistant variety. The mean level H₂O₂ in leaf was decreased in both sunflower varieties. There was an increase in SOD and POX activity in both variety and also there was a significant decrease in CAT activity in all groups. Five SOD isoenzymes were detected in susceptible variety and six SOD isoenzymes were detected in LG5582 resistant. Totally six different POX isoenzymes were identified in susceptible and resistant varieties. CAT isoenzymes were not detected in any groups of sunflower varieties. When all the parameters are examined, it can be said that Mn-SOD2 isoenzyme may be responsible for broomrape susceptibility in sunflower.

Key words: sunflower, broomrape, antioxidant defence system, oxidative stress

2018, 81 pages

ÖZET	i
ABSTRACT	ii
İÇİNDEKİLER.....	iii
ÇİZELGE DİZİNİ.....	v
ŞEKİL DİZİNİ.....	vi
SİMGELER ve KISALTMALAR DİZİNİ	viii
ÖNSÖZ.....	xiii
1. GİRİŞ.....	1
1.1. Bitkilerde Antioksidan Savunma Sistemi.....	2
1.2. Canavar Otu Parazit Bitkileri	12
1.3. Ayçiçeği.....	20
2. KAYNAK ÖZETLERİ.....	23
3. MATERYAL METOD	37
3.1. Bitkisel Materyal	37
3.2. Bitkilerin Yetiştirilmesi ve Örneklem	38
3.3. Morfolojik Parametreler	40
3.3.1. Ayçiçeği fidelerine ait büyüme parametreleri.....	40
3.3.2. Enfeksiyon seviyesinin belirlenmesi.....	40
3.3.2.1. Canavar otu tohumlarının çimlenme seviyelerinin belirlenmesi.....	40
3.3.2.2. Ayçiçeği fidelerinde enfeksiyon seviyesinin belirlenmesi	41
3.4. Analiz Yöntemleri	41
3.4.1. Spesifik yaprak alanı (SLA).....	41
3.4.2. Lipit peroksidasyonu seviyesinin belirlenmesi	42
3.4.3. H ₂ O ₂ miktarının belirlenmesi.....	42
3.4.4. Toplam protein miktarının belirlenmesi.....	43
3.4.5. Süperoksit dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1) aktivitesinin belirlenmesi.....	43
3.4.6. Peroksizdaz (POX; EC 1.11.1.7) aktivitesinin belirlenmesi	44
3.4.7. Katalaz (CAT; EC 1.11.1.6) aktivitesinin belirlenmesi	44
3.4.8. SOD izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı	44
3.4.9. POX izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı	45
3.4.10. CAT izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı.....	45
3.5. İstatistiksel Analizler.....	47

4. BULGULAR.....	48
4.1. Morfolojik Parametreler	48
4.1.1. Canavar otu enfeksiyon seviyesi	48
4.1.1.1. Canavar otu tohumlarının çimlenme seviyesi	48
4.1.1.2. Ayçiçeği fidelerinde enfeksiyon seviyesi	49
4.1.2. Kök uzunluğu	50
4.1.3. Gövde uzunluğu	50
4.1.4. Kök yaş ağırlığı	51
4.1.5. Gövde yaş ağırlığı	52
4.1.6. Kök kuru ağırlığı	53
4.1.7. Gövde kuru ağırlığı	54
4.1.8. Spesifik yaprak alanı	55
4.2. Biyokimyasal Parametreler	56
4.2.1. Lipit peroksidasyonu seviyesi	56
4.2.2. H ₂ O ₂ miktarı.....	57
4.2.3. SOD aktivitesi ve izoenzimleri	58
4.2.4. POX aktivitesi ve izoenzimleri	61
4.2.5. CAT aktivitesi ve izoenzimleri	63
4.3. Canavar Otu Enfeksiyon Seviyesinin Diğer Parametrelerle Olan Korelasyonu	64
4.3.1. Artış gösteren parametreler	64
4.3.2. Azalış gösteren parametreler.....	66
4.3.3. Değişim göstermeyen parametreler.....	67
5. TARTIŞMA ve SONUÇ	68
6. KAYNAKLAR	72
ÖZGEÇMİŞ	81

Çizelge 1.1. Bitki hücresindeki önemli reaktif oksijen moleküllerinin temel biyokimyasal özellikleri ve detoksifikasyonu	3
Çizelge 1.2. Canavar otu türleri ve enfekte ettikleri bitki familyaları.	14
Çizelge 1.3. Ayçiçeğinin Dünya ve Türkiye’de 2001-2016 yılları arasında ekim ve üretim miktarı.	22
Çizelge 3.1. <i>Orobanche cumana</i> Wallr. tohumlarının toplandığı bölgeler ve toplandığı yıllar	37
Çizelge 4.1. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği).	49
Çizelge 4.2. Özdemirbey ve LG5582 çeşitlerinin F, I ve AR değerlerine ait değişimler.	49
Çizelge 4.3. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerinin SOD izoenzimlerinin aktivitesinde meydana gelen (yüzde) değişimler.	60
Çizelge 4.4. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerinin POX izoenzimlerinin aktivitesinde meydana gelen (yüzde) değişimler.	63
Çizelge 5.1. Canavar otu enfeksiyonunun kontrol bitkilerine oranla morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerde meydana getirdiği değişimler	68

Şekil 1.1. Bitkilerde şematik olarak ROT üretimi	4
Şekil 1.2. $O_2^{\cdot-}$ ve H_2O_2 'nin süpürülme yolları.....	5
Şekil 1.3. Sınıf III peroksidazların çoklu fonksiyonlarına genel bakış	7
Şekil 1.4. Askorbik asit ve oksidasyon ürünlerinin yapıları.....	9
Şekil 1.5. Tokoferol ve tokotrienol moleküllerinin kimyasal yapısı	10
Şekil 1.6. Strigolaktonlar	15
Şekil 1.7. Canavar otu yaşam döngüsü.....	16
Şekil 3.1. <i>Orobancha cumana</i> Wallr. tohumlarının toplandığı bölgelerin harita üzerinde gösterimi	37
Şekil 3.2. Bitki yetiştirme basamakları.....	39
Şekil 3.3. Hasat günü ayçiçeği ve canavar otu bitkileri.....	40
Şekil 3.4. SLA için fotoğrafı çekilen yapraklar.....	42
Şekil 3.5. Protein standart grafiği	43
Şekil 3.6. Biyokimyasal analiz basamakları	46
Şekil 4.1. Farklı bölgelerden toplanan canavar otu tohumlarının çimlenme (%) seviyeleri. ...	48
Şekil 4.2. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök uzunluğunda (cm) meydana getirdiği değişimler.....	50
Şekil 4.3. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde uzunluğunda (cm) meydana getirdiği değişimler.....	51
Şekil 4.4. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök yaş ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler.....	52
Şekil 4.5. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde yaş ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler.....	53
Şekil 4.6. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök kuru ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler.....	54
Şekil 4.7. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde kuru ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler.....	55
Şekil 4.8. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama SLA değerinde ($cm^2 mg^{-1}$) meydana getirdiği değişimler.....	56
Şekil 4.9. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama TBARS miktarında ($nmol g^{-1}$) meydana getirdiği değişimler	57
Şekil 4.10. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama H_2O_2 miktarında (μM) meydana getirdiği değişimler	58

Şekil 4.11. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama SOD aktivitesinde (U mg ⁻¹ protein) meydana getirdiği değişimler.....	59
Şekil 4.12. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerine ait SOD izoenzimlerinin jel görüntüsü.	60
Şekil 4.13. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama POX aktivitesinde (U mg ⁻¹ protein) meydana getirdiği değişimler.....	62
Şekil 4.14. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerine ait POX izoenzimlerinin jel görüntüsü.	63
Şekil 4.15. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin CAT aktivitesinde (U mg ⁻¹ protein) meydana getirdiği değişimler.	64
Şekil 4.16. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile Artış gösteren korelasyon grafikleri	65
Şekil 4.17. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile azalış gösteren korelasyon grafikleri	66
Şekil 4.18. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile değişim göstermeyen korelasyon grafikleri.....	67

SİMGELER ve KISALTMALAR DİZİNİ

%	: Yüzde
μM	: Mikromolar
μm	: Mikrometre
μs	: Mikrosaniye
$\cdot\text{OH}$	: Hidroksil radikali
$^1\text{O}_2$	: Tekil oksijen
2-D	: İki boyutlu
APX	: Askorbat peroksidaz
AR	: Saldırı oranı
AsA	: Askorbik asit
BGF	: Mavi-yeşil floresans
BSA	: Bovin serum albümin
BSİ	: Bağlı su içeriği
cAPX	: Sitozolik askorbat peroksidaz
Car	: Karotenoid
CAT	: Katalaz
Chl	: Klorofil
CLM	: Floresans ve konfokal lazer mikroskobu
cm	: Santimetre
CO_2	: Karbondioksit
Cu	: Bakır
DAB	: 3,3'-Diaminobenzidine
DHA	: Dehidroaskorbat
DHAR	: Dehidroaskorbat redüktaz
DHAR	: Dehidroaskorbat redüktaz
dI- H_2O	: Deiyonize su
dk	: Dakika
DNA	: Deoksiribonükleik asit

e ⁻	: Elektron
EDTA	: Etilen diamin tetraasetik asit
EDTA.Na2	: Etilen diamin tetraasetik asit disodyum
F	: Frekans
Fe	: Demir
FeCl ₃	: Demir (III) klorür
g	: Gram
GA ₃	: Giberellik asit
gmAPX	: Glioksizom membrana bağlı askorbat peroksidaz
GOPX	: Guaikol peroksidaz
GPX	: Glutasyon peroksidaz
GR24	: Strigol'ün sentetik analogu
GR	: Glutasyon redüktaz
GRX	: Glutaredoksin
GSH	: Glutasyon
GSSG	: Oksitlenmiş (indirgenmiş) glutasyon
GST	: Glutasyon-S-transferaz
H	: Hidrojen atomu
H ₂ O ₂	: Hidrojen peroksit
H ₂ O ₄	: Hidroksiperoksit
ha	: Hektar
HClO	: Hipokloröz asit
HR	: Aşırı duyarlı reaksiyon
I	: Yoğunluk
IAA	: İndol-3-asetik asit
JA	: Jasmonat
K ₃ Fe(CN ₆)	: Potasyum ferrosiyanür
LG	: Bağlantı grupları
M	: Molar

MCFI	: UV ışınlı çok renkli floresan görüntüleme
MDA	: Molondialdehit
MDAR	: Monodehidroaskorbat redüktaz
mg	: Miligram
mitAPX	: Mitokondriyel membranlara bağlı askorbat peroksidaz
ml	: Mililitre
mm	: Milimetre
mm	: Milimetre
mM	: Milimolar
Mn	: Mangan
ms	: Milisaniye
NaCl	: Sodyum klorür
NADPH	: Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat
NaOAc	: Sodyum asetat
Na-P	: Sodyum fosfat
NBT	: Nitro Blue Tetrazolium
nm	: Nanometre
nm	: Nanometre
ns	: Nanosaniye
O ₂	: Oksijen
O ₂ ^{•-}	: Süper oksit anyonu
O ₃	: Ozon
PAL	: Fenilalanin amonyak liyaz
PLS-R	: Kısmi en küçük kareler regresyonu
POX	: Peroksidaz
ppm	: Milyonda bir
PPO	: Polifenol oksidaz
PR	: Patojeni ile ilişkili
PRXR	: Peroksiredoksinler

PSI	: Fotosistem I
PSII	: Fotosistem II
PVPP	: Polivinilpolipirrolidon
QTL	: Kantitatif karakter lokusu
RBOH	: Patlamalı oksidaz homologları
REC	: Göreceli elektrik iletkenliği
RNA	: Ribonükleik asit
RO•	: Alkoksi radikali
ROO•	: Peroksil radikali
ROT	: Reaktif oksijen türleri
RT-PCR	: Ters transkripsiyon polimeraz zincir reaksiyonu
SA	: Salisilik asit
sAPX	: Stromal askorbat peroksidaz
SAR	: Sistemik kazanılmış direnç
SCAR	: Sekansı karakterize edilmiş çoğaltılmış bölgeler
SDS	: Sodyum dodesil sülfat
Si	: Silisyum
SLA	: Spesifik yaprak alanı
SLs	: Strigolaktonlar
SOD	: Süperoksit dismutaz
SSR	: Basit dizi tekrarı
tAPX	: Tilakoid membrana bağlı askorbat peroksidaz
TBA	: Tiobarbitürik asit
TBARS	: Thiobarbiturik asit reaksiyonu
TCA	: Trikloroasetik asit
UV	: Ultra viyole
WIS-SWIR	: Kısa dalga kızıl ötesi hiperspektral araçlar
Zn	: Çinko
α	: Alpha

α -tokoferol : Vitamin E

β : Beta

γ : Gamma

δ : Delta



ÖNSÖZ

Bitkiler yaşam döngülerini birçok stres etmeni altında geçirirler. Ayçiçeğinde, biyotik bir stres etmeni olan canavar otu (*Orobanche cumana*), bitkileri konukçu oldukları bitkilerin su, mineral ve karbon kaynaklarını kullanarak bu bitkilerde hasara neden olurlar. Ayçiçeği canavar otunun meydana getirmiş olduğu oksidatif hasara antioksidan savunma sistemi ile yanıt vermektedir.

Bu yüksek lisans tezinde, canavar otuna karşı dayanıklı (LG 5582) ve duyarlı (Özdemirbey) 2 ayçiçeği çeşidinin vermiş olduğu yanıtlar incelenmiştir. Bu amaçla ayçiçeği bitkilerinden canavar otlarının toprak yüzeyine çıktığı gün örnekleme yapılarak kök uzunluğu, gövde uzunluğu, kök yaş ağırlığı, gövde yaş ağırlığı, kök kuru ağırlığı, gövde kuru ağırlığı, canavar otu tohumlarının çimlenme seviyesi, canavar otu enfeksiyon seviyesi, spesifik yaprak alanı ve lipid peroksidasyon seviyesi (TBARS), H_2O_2 miktarı, SOD, peroksidaz (POX), CAT aktiviteleri ve izoenzimlerdeki değişimler incelenmiştir. Canavar otu fidelerinin toprak yüzeyine çıktığı anda canavar otlarının ayçiçeğinde yaratmış olduğu enfeksiyonun, 2013 yılında Sofuhalil (SK2013) grubu hariç duyarlı çeşitte meydana geldiği, en yüksek enfeksiyon seviyesinin ise 2016 yılında Hayrabolu'dan (HT2016) toplanan canavar otlarının meydana getirdiği, dayanıklı ayçiçeği çeşidinde ise canavar otu enfeksiyonunun meydana gelmediği belirlenmiştir. Ayçiçeği bitkilerinin morfolojik karakterleri incelendiğinde canavar otu enfeksiyonunun kontrol bitkilerine oranla tüm bölgelerden toplanan canavar otlarının her iki çeşitte de baskılayıcı bir etkisinin olduğu saptanmıştır. En yüksek baskının kök yaş ve kuru ağırlığı üzerine olduğu dikkat çekicidir. SLA değerinin ise tüm gruplarda her iki ayçiçeği çeşidinde de arttığı saptanmıştır.

Yaprak TBARS miktarının canavar otu enfeksiyonu ile duyarlı çeşitte azaldığı, dayanıklı çeşitte ise arttığı, H_2O_2 içeriğinin her iki çeşitte de azaldığı, SOD ve POX aktivitesinin arttığı, canavar otu enfeksiyonunun en dramatik etkisinin CAT aktivitesinde üzerinde olduğu saptanmıştır. Ayçiçeğinde en yüksek enfeksiyona neden olan HT2016 grubunda canavar otu ile enfekte olan duyarlı ayçiçeği çeşidinde köke yapışan canavar otu sayısının diğer gruplara göre anlamlı bir şekilde daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu gruptaki ayçiçeği bitkilerinin diğer gruplara oranla en yüksek SOD ve POX aktivitesine sahip olduğu böylelikle SOD aracılığıyla oluşan H_2O_2 seviyesinin POX aktivitesiyle baskılandığı H_2O_2 ve TBARS seviyesinden gözlenmektedir. Bu durum, duyarlı çeşitte HT2016 canavar otlarına karşı antioksidan savunma sisteminin çalıştığını ancak canavar otuna dayanıklılık

konusunda katkı sağlayamadığını söylenebilir. Bitkilerin izoenzim profili incelendiğinde canavar otu enfeksiyonu sonucunda duyarlı çeşitte 5 tane, dayanıklı çeşitte ise 6 tane SOD izoenzimi tespit edilmiştir. Duyarlı çeşitte Mn-SOD2 izoenzimi tespit edilemezken, dayanıklı çeşidin LK2013 grubunda bu izoenzim belirlenmiştir. Her iki çeşitte toplam 6 farklı POX izoenzimi belirlenmiştir. SOD ve POX izoenzimleri her iki çeşitte de farklı seviyelerde belirlenmiş olmasına rağmen CAT izoenzimleri hiçbir grupta tespit edilmemiştir. Bu sonuçlar incelendiğinde Mn-SOD2 izoenziminin olmaması mitokondriyal solunumun baskılandığını göstermektedir. Bu durum, ayçiçeği bitkilerinde duyarlılığa neden olarak gösterilebilir.

Yüksek lisans çalışmam sırasında araştırma konusunun belirlenmesi, tezin geliştirilmesinde, ayçiçeği ve canavar otu tohumlarının temininde, bilgi ve deneyimlerini benimle paylaşan danışman hocam Dr. Öğr. Üyesi Sefer DEMİRBAŞ'a, bölümümüz laboratuvarlarındaki her türlü imkânlardan yararlanmamı sağlayan bölüm başkanımız Sayın Prof. Dr. Sezen ARAT'a, bölümümüz öğretim üyelerinden Sayın Dr. Öğr. Üyesi Behiye Banu BİLGEN ve Dr. Öğr. Üyesi Sheida DANESHVAR'a, izoenzim analizlerini öğrenmemdeki ilgi ve yardımlarından dolayı Ege Üniversitesi Biyoloji Bölümü öğretim üyesi Sayın Doç. Dr. A. Hediye SEKMEN'e ve aynı bölümde doktora öğrencisi olan Azime GÖKÇE'ye, Özdemirbey tohumları ve canavar otu tohumları için Trakya Tarımsal Araştırma Enstitüsünden Sayın Dr. Gölsel EVCI'ye, LG5582 ayçiçeği çeşidi tohumlarını tarafıma ulaştıran Limagrain firmasında çalışan Sayın Yücel KILIÇ'a, yüksek lisans çalışmam sırasında yanımda olan ekip arkadaşlarım Şahsine GÖK, Ezgi ÖNAY, Damla ANA ve Elif Saadet ARICAN'a teşekkürü bir borç bilirim.

Bugünlere gelmemde haklarını hiçbir zaman ödeyemeyeceğim sevgili annem Türkan ÜDER ve babam Alaattin ÜDER'e, yüksek lisans çalışmam süresince benden desteklerini esirgemeyen ablam Şirin ÜDER ve abim Orfi ÜDER'e teşekkür ederim.

Mayıs, 2018

Fatih ÜDER
Ziraat Mühendisi

1. GİRİŞ

Bitkilerin çevresel şartlara verdikleri yanıtlar biyoloji biliminin başlamasından çok önce insanların ilgisini çekmiştir. Bilimsel olarak stres fiziksel olarak baskıyı ifade etmektedir. Stres ile ilişkili değişimler için strain (zorlanma), elastik ve plastik terimleri kullanılmaktadır. Zorlanma fiziksel anlamda değişimi, elastik zorlanma geri dönüşümlü değişimi, plastik zorlanma ise geri dönüşümsüz olan değişimi ifade eder. Stresin seviyesi maruz kalma süresine bağlıdır. Örneğin bir tel belli bir süre gergin tutulduğunda ve tekrar bırakıldığında eski formuna geri dönebilir bu elastik zorlanmadır, ancak süre uzatıldığında bu durum geri dönüşümsüz bir hal alabilir yani plastik zorlanma gerçekleşmiş olur. Biyolojik anlamda ise zorlanma, organizmadaki hem fiziksel hem de biyokimyasal değişimleri ifade etmektedir. Organizmadaki bu değişim ise elastik veya plastik olabilir (Levitt 1980).

Bitkilerin stres etmenlerine karşı tepkisinin tanımlanması ve miktarın belirlenmesi zorluklarla dolu bir iştir. Strateji ya da taktik gibi terminolojilerin kullanımından kaçınılması gerekir. Ancak yine de strateji kelimesi belirli bir çevrede bir genotipin hayatta kalmasını kolaylaştıracak, genetik olarak programlanmış bir dizi yanıtı tanımlamak için özen gösterilerek kullanılabilir. Adaptasyon terimi iki anlamda kullanıldığı için bazı sorunları mevcuttur. Birincil kullanımı olarak bir karakterin canlının bulunduğu mevcut çevrede hayatta kalma yeteneğine katkısı ve ikincil olaraksa bir karakterin evrimsel orijinine göre kullanımınıdır. Alışma terimi ise kalıtsal olmayan ve organizmanın ömrü boyunca çeşitli stres etmenleriyle karşılaşması sonucunda meydana gelen bir durumdur. Bir ortama uyumun, zararlı etkileri en aza indirgeyen ve avantajlı etkileri en üst düzeye çıkaran optimum karakter kombinasyonu ile ilişkili olduğu söylenebilir. Stres toleransını kaçış, kaçınma gibi kategorilere ayırmak mümkündür. Ayrıca stres fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler olarak tespit edilebilir (Jones ve Jones 1989).

Bitkiler birçok stres etmeni altında yaşam döngülerini geçirirler. Hem doğal yaşam alanları hem de tarım arazileri bu stres şartlarına maruz kalmaktadır. Stres genellikle bitkinin üzerinde olumsuz etki oluşturan dışsal bir etmen olarak tanımlanmaktadır. Bitkiyi etkileyen stres faktörü abiyotik ya da biyotik olabilmektedir. Abiyotik stres etmenleri; topraktaki besin miktarının azlığı veya fazlalığı, rüzgâr seviyesi, karbondioksit ve oksijen seviyesi, radyasyon, topraktaki su miktarı, sıcaklık, oksidatif stres, tuzluluk, kuraklık, kimyasallar ve diğer kirleticiler olarak sıralanabilir. Biyotik stres etmenleri ise; virüsler, bakteriler, mikoplazma, mantarlar, böcekler, herbivorlar, nematodlar, protozoa, kemirgenler ve parazit bitkiler olarak

sıralanabilir. Sayılan bu stres faktörleri bitkilerin iç dengesini bozarak fizyolojik ve biyokimyasal zarar oluşturlar. Bu durum özellikle de tarımsal alanlarda verimi ve ürünün kalitesini etkileyebilmektedir (Taiz ve Zeiger 2002, Demirbaş 2011, Büyük ve ark. 2012).

1.1. Bitkilerde Antioksidan Savunma Sistemi

Yaklaşık olarak 2,7 milyar yıl önce moleküler oksijen (O_2), fotosentetik süreçlerin bir sonucu olarak sudan serbest kalarak atmosfere salınmıştır (Mittler ve ark. 2004). Atomik oksijen yerkabuğunda bulunan en bol elementtir. Atmosferde bulunan moleküler O_2 ve su her türlü aerobik (oksijenli) yaşamı desteklemek için gereklidir. Atmosferdeki oksijen nihai elektron alıcısı olarak kullanıldığı solunumla yaklaşık olarak sabit kalır. Oksijen atomları çeşitli enzimatik (örneğin oksigenezlar) ve enzimatik olmayan süreçler vasıtası ile çeşitli organik moleküllerin yapısına katılır. Oksijen yaşamın kaynağı olmasına karşın, aerobik organizmaların oksijenin olumsuz etkileriyle de baş etmeleri gerekir. Yüksek O_2 konsantrasyonu bazı enzimleri inhibe edebilir ya da etkisiz hale getirebilir. Aynı zamanda, artan O_2 konsantrasyonu fotosentezin enerji maliyetini artırarak ribulaz-1,5 bisfosfat (RuBp)'a bağlanacak fotosentetik karbondioksit (CO_2) ile rekabete girer. Bunun dışında O_2 'nin toksik etkisi çoğunlukla reaktif türleri ile oluşur ve kararlı hali oldukça tepkisizdir. Bu durum O_2 'nin eşlenmemiş iki elektronunun paralel dönüşleri ile açıklanmakta ve radikal olmayan bileşiklerle reaksiyonunda enerjik bir bariyer yaratmaktadır. O_2 'nin reaktif olabilmesi için fiziksel veya kimyasal olarak aktive edilmemesi gerekir (Perl-Treves ve Perl 2002).

Reaktif oksijen türleri (ROT), oksijenin kısmi indirgenmesiyle oluşan radikal ve radikal olmayan oksijen türlerini içeren bir terimdir. ROT bitki hücrelerinin oksijenli metabolizması sonucu kaçınılmaz olarak üretilmektedir ve birçok biyolojik süreç içerisinde çok önemli rol oynamaktadır. Ancak, bu önemli rollerine karşın oldukça reaktif ve toksiktirler. Toksik olmasından ve sinyal molekülü olarak işlevlerinden dolayı hücrelerde ROT seviyesi sıkı bir şekilde düzenlenmelidir. Radikal ROT süper oksit anyonu ($O_2^{\cdot-}$), hidroksil radikali ($\cdot OH$), alkoksi ($RO\cdot$) ve peroksil ($ROO\cdot$) radikalleridir. Radikal olmayan ROT ise hidrojen peroksit (H_2O_2), tekil oksijen (1O_2), ozon (O_3) ve hipokloröz ($HClO$) asittir. ROT arasında en yaygın olarak bilinenler 1O_2 , $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 ve $\cdot OH$ radikalidir. Normal büyüme koşulları altında ROT bitki metabolizması tarafından üretilir ve stres etmenleri ortaya çıkmadığında ROT seviyesi düşük kalır. Çeşitli biyotik ve abiyotik streslere eşlik eden karmaşık bir kimyasal ve fizyolojik bir olgu olan oksidatif stres, ROT'un aşırı üretimi ve birikimi sonucunda ortaya çıkmaktadır. Aşırı miktarda üretilen ROT protein, nükleik asitler, karbonhidratlar ve lipid molekülerinde hasara neden olmaktadır. Hasar seviyesi artıka

kaçınılmaz olarak bitki hücreleri ölmektedir (Sharma ve ark. 2012, Noctor ve ark. 2015, Demidchik 2015, Corpas ve ark. 2015, Inupakutika ve ark. 2016). Tüm aerobik canlılarda hücre içerisinde üretilen ROT'u temizleyecek olan enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidanlar bulunur. Enzimik antioksidanlar arasında süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), peroksidaz (POX), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon redüktaz (GR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDAR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), glutatyon peroksidaz (GPX), guaikol peroksidaz (GOPX) ve glutatyon-S-transferaz (GST) yer alır. Enzimik olmayan antioksidanlar ise askorbik asit (AsA), glutatyon (GSH), fenolik bileşikler, alkaloidler, protein olmayan amino asitler ve α - tokoferoller'dir (Gill ve Tuteja 2010).

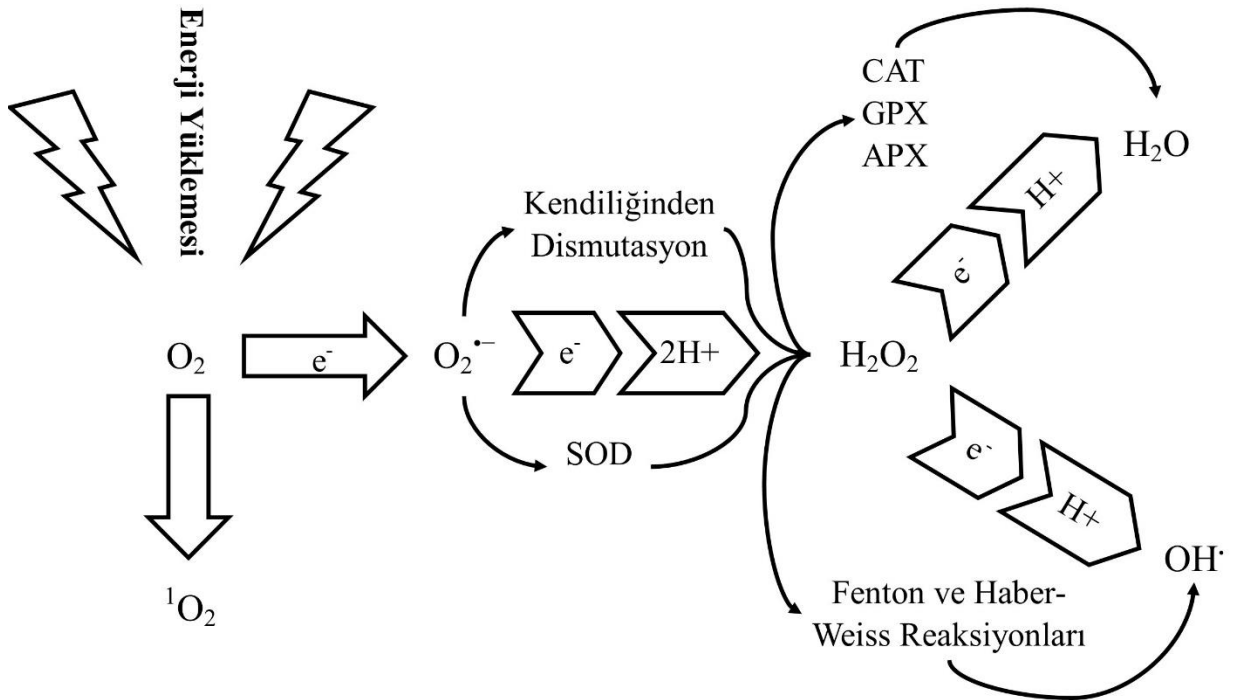
ROT farklı hücre içi ve hücre dışı bölmelerde üretildiğinden ve reaktif türlerin dağılıbilirlik, çözünürlük ve çeşitli biyolojik moleküller ile reaksiyona girme eğilimi gibi özelliklerde farklılık göstermesinden dolayı (Çizelge 1.1), antioksidan savunma sistemindeki bu çeşitlilik gereklidir. Dolayısıyla radikalleri detoksifiye edebilmek için tüm hücresel bölümlerde ve membranlarda çeşitli savunma moleküllerine ihtiyaç duyulur. Bir reaktif türün ikinci, daha zararlı bir türe dönüştürülmesini önlemek için bir dizi detoksifikasyon adımına sıklıkla ihtiyaç duyulmaktadır. En dikkat çekici örnek $O_2^{\bullet-}$ molekülünün H_2O_2 'ye SOD enzimi ile dönüştürülmesidir. Bir sonraki aşama H_2O_2 'nin detoksifikasyonudur. Ancak, H_2O_2 molekülünün birikmesi SOD enziminin inaktivasyonuna ve $^{\bullet}OH$ radikalinin meydana gelmesine neden olur. Savunma sistemi yetersiz kaldığında veya tamamen baskılandığında bitkide olumsuz durumlar gözlenir (Perl-Treves ve Perl 2002).

Çizelge 1.1. Bitki hücresindeki önemli reaktif oksijen moleküllerinin temel biyokimyasal özellikleri ve detoksifikasyonu (Jacob ve Dietz 2009)

ROT	Yarılma Ömrü	Hareket Mesafesi	Detoksifikasyonu
1O_2	1 μs	30 nm	Askorbat, karotenler, tokoferol
$O_2^{\bullet-}$	1 μs	30 nm	Askorbat, SOD
H_2O_2	1 ms	1 μm	CAT, PRX (peroksiredoksin), GRX (glutaredoksin), POX, thioredoksin, askorbat-glutatyon döngüsü
$OH^{\bullet}$	1 ns	1 nm	Askorbat

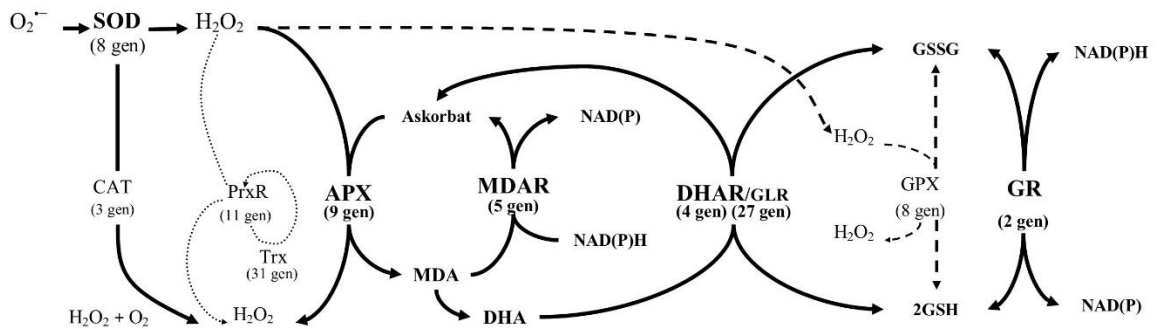
Bitki hücrelerinde ROT üretimi stressiz koşullarda detoksifikasyon reaksiyonları ile dengede olan sürekli bir süreçtir. ROT üretimi bitkide kloroplastlar, mitokondri, plazma

membranları, peroksizomlar, sitozol, apoplast, endoplazmik retikulum ve hücre duvarları gibi birçok yerde meydana gelir. Kloroplastlar ve mitokondride ROT, fotosentez ve solunum sırasında elektron taşıma zincirinin bozularak, elektron kaçırmasıyla ilk olarak $O_2^{\cdot-}$ üretildiği normal metabolizmanın bir yan ürünü olarak ortaya çıkar. Fotosentez sırasında uyarılmış kloroplast pigmentleri O_2 'ye enerji aktarır ve buda 1O_2 üretimine neden olur. Peroksizomlarda çoğunlukla H_2O_2 üretimi fotorespirasyonla ilişkili glikolat oksidaz reaksiyonu, yağ asitlerinin β -oksidasyonu, flavin oksidazların enzimatik reaksiyonları ile enzimatik ve normal bir metabolizmanın sonucu olarak üretilir. Ayrıca $O_2^{\cdot-}$, ksatin oksidaz tarafından peroksizom membranında kısa bir elektron taşıma sistemi tarafından üretilir. $O_2^{\cdot-}$ ve H_2O_2 , bitki hücrelerinin hücre zarı ve hücre duvarına bağlı peroksidazlarla ilişkili olarak üretilir ve bu iki reaktif oksijen molekülü bitkilerin patojenlerine karşı savunmasında önemli rol oynamaktadır. Çeşitli reaksiyonlarla ROT birbirlerine dönüşebilirler. $O_2^{\cdot-}$ 'nin H_2O_2 'ye dönüşümüne ek olarak, Fenton veya Haber-Weiss reaksiyonları ile H_2O_2 'den $^{\cdot}OH$ radikali üretilir. $^{\cdot}OH$ tüm ROT arasında en reaktif olanıdır. $^{\cdot}OH$ eşleşmemiş bir elektrona sahiptir, böylece triplet durumundaki oksijen ile reaksiyona girer ve lipid peroksidasyonu, protein hasarı ve membran bozulması gibi nedenlerle hücresel hasar meydana getirir. Hücreler $^{\cdot}OH$ radikalini ortadan kaldıracak mekanizmaya sahip değildir (Jacob ve Dietz 2009, Sharma ve ark. 2012).



Şekil 1.1. Bitkilerde şematik olarak ROT üretimi [Sharma ve ark. (2012)'den değiştirilerek]

Bitkilerde ROT gen ağı, ROT üreten ve süpüren proteinleri kodlayan tüm genleri içerir. *Arabidopsis* bitkisinde ROT ile ilişkili genleri kodlayan 152 gen vardır (Mittler ve ark. 2004). Bu genler arasında $O_2^{\cdot-}$ süpüren demir (Fe), mangan (Mn), bakır-çinko (Cu/Zn) SOD'ları; H_2O_2 'yi süpüren APX, CAT, GPX, PRXR ve diğer peroksidazları; askorbik asit ve glutatyon enzim döngüsüne katılan monodehidroaskorbat redüktaz (MDAR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi enzimleri; farklı redoks reaksiyonlarına katılan $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , tioredoksinlerin ve glutaradoksinlerin uzaklaştırılmasında görev alan proteinleri kodlayan genler yer alır (Şekil 1.2). Bunlara ek olarak bitkilerin ROT genleri arasında solunum patlamalı oksidaz homologları (RBOH) (*Arabidopsis* bitkisinde 10 gen vardır), ksantin, glikolat, oksalat oksidaz gibi ROT üreten enzimler vardır. ROT gen ağı tarafından kodlanan çeşitli proteinler, hücrenin farklı bölgelerinde bulunur, ROT üretimi ve süpürülmesinde görev alırlar. ROT genleri tarafından kodlanan SOD, CAT ve peroksidoksinler (PRXR) gibi proteinlere 4,1-3,5 milyar yıl önce ortaya çıkmış olan organizmalarda rastlanmıştır. Siyanobakterilerden kaynaklanan büyük oksidasyon döneminden önce fotosentetik organizmalar tarafından düşük ve lokal olarak üretilen oksijen düzeylerinin yaşamı korumak amacı ile, ROT temizleme mekanizmalarının ortaya çıktığı düşünülmektedir. Dünya üzerindeki yaşam formları o zamandan bu zamana kadar ROT varlığında evrim geçirmişlerdir (Inupakutika ve ark. 2016).

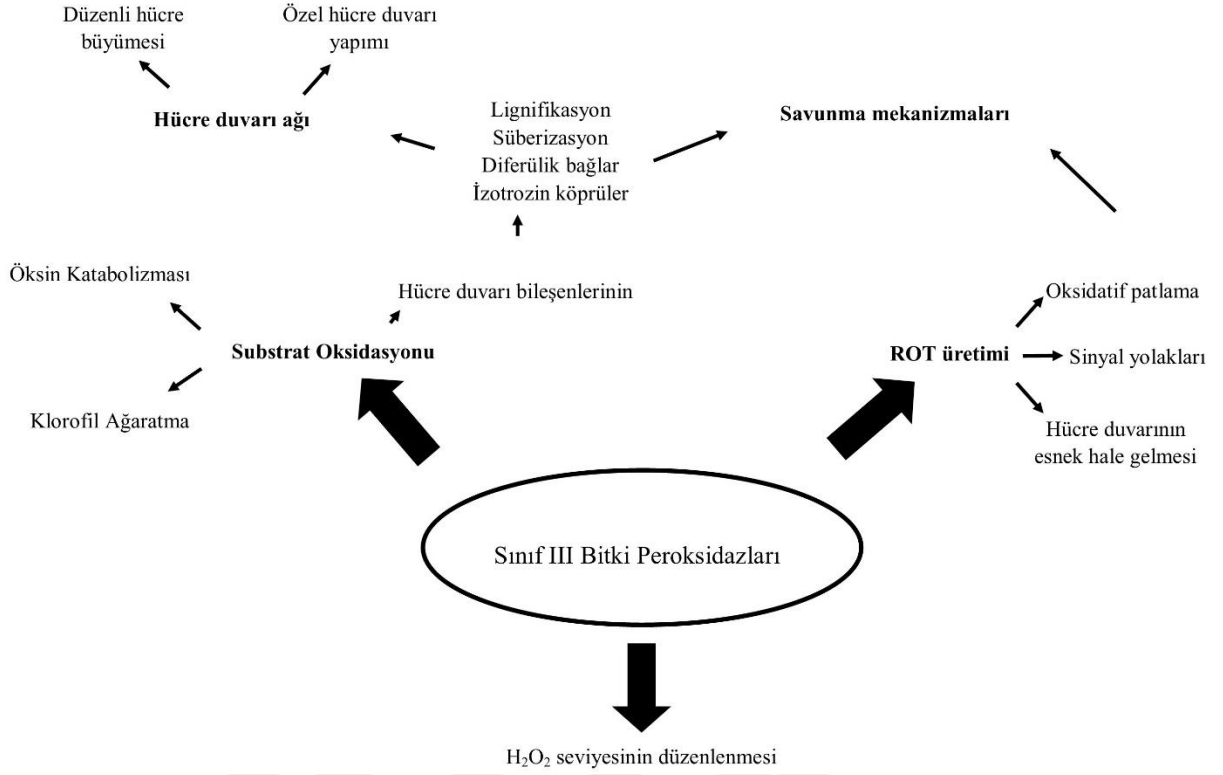


Şekil 1.2. $O_2^{\cdot-}$ ve H_2O_2 'nin süpürülme yolları [Inupakutika ve ark. (2016)'dan değiştirilerek]

SOD, $O_2^{\cdot-}$ 'i moleküler oksijen ve H_2O_2 'e katalize eder. SOD, bitki savunma sisteminde oksidatif strese karşı en önemli enzimdir ve bitkinin tüm hücrelerinde ve hücre organellerinde görülür. SOD enzimleri metalloproteinlerdir. Bu nedenle aktif bölgesinde

bulunan metal türlerine dayanan farklı izoformlara sahiptirler. Literatürde, SOD'un bilinen izoformları Cu/Zn-SOD, Mn-SOD, Fe-SOD ve Ni-SOD'dur (Saed-Moucheshi ve ark. 2014). Bitkilerde Mn-SOD mitokondrilerde, Fe-SOD ise kloroplastlarda bulunur. Cu/Zn-SOD diğer izoenzimlerden farklı olarak sitozolde, kloroplastta, peroksizomda ve mitokondride bulunabilmektedir (Sharma ve ark. 2012). Antioksidan savunma sisteminin öncüsü olan SOD'un aktivitesi stresli koşullarda $O_2^{\cdot-}$ radikalini süpürmek için artar (Saed-Moucheshi ve ark. 2014).

Peroksidazlar üç farklı sınıfa ayrılan süper bir aileye dâhil edilirler. Bunlar hücreler arası sınıf I (EC 1.11.1.5/6/11), funguslar tarafından salgılanan sınıf II (EC 1.11.1.13/14) ve bitkilerden salgılanan sınıf III (EC 1.11.1.7) peroksidazlardır. Tüm kara bitkilerinde sınıf III peroksidazlar mevcuttur. Peroksidazlar büyük multigenik bir ailenin üyeleridir ve yüksek sayıda izoformları vardır. Muhtemel iki katalitik döngü nedeniyle, peroksidazlar ROT ($^{\cdot}OH$, $HOO^{\cdot}$) üretebilir, hücre duvarı bileşiklerini polimerize edebilir ve H_2O_2 seviyelerini düzenleyebilir (Şekil 1.3). Peroksidazlar iç ve dış nedenlerle meydana gelen stresli durumlarda dâhil olmak üzere bitki büyümesinin her aşamasında yaygın olarak görülür. Peroksidazlar daha sert bir hücre duvarı inşa edebilir veya daha esnek hale gelebilmesi için ROT üretebilir. ROT üretimi yaparak fiziksel ve kimyasal dış saldırılara karşı savunma yapabilirler. Bazı işlevleri karmaşık görünse de, bu karmaşık süreçlerin büyük olasılıkla tam olarak açığa çıkarılmamış ince ayarlar tarafından düzenlendiğini göstermektedir (Passardi ve ark. 2005).



Şekil 1.3. Sınıf III peroksidazların çoklu fonksiyonlarına genel bakış [Passardi ve ark. (2005)'den değiştirilerek]

Katalazlar H_2O_2 'yi H_2O ve O_2 'ye dismutasyonu gerçekleştiren tetramerik heme ihtiva eden enzimlerdir. Katalazlar genellikle peroksizomlarda bulunur. Birçok farklı bitkide farklı sayılarda CAT izoenzimleri bulunabilir. Ota ve ark. (1992) fasulyede yapmış oldukları çalışmada iki, Frugoli ve ark. (1996) yapmış oldukları çalışmada ise *Arabidopsis* bitkisinde 6 tane CAT izoenzimi tespit edilmiştir. CAT, stres altındaki bitkilerde meydana gelen oksidatif patlamanın giderilmesi için vazgeçilmez enzimlerdendir (Garg ve Manchanda 2009).

APX H_2O_2 'yi süpürmek için elektron vericisi olarak yalnızca AsA kullanan sınıf I peroksidazdır. Bu reaksiyon sırasında iki AsA molekülü, iki monodehidroaskorbat (MDHA) molekülüne oksitlenir ve H_2O_2 'den H_2O meydana gelir. MDHA meydana geldiğinde, AsA ve dehidroaskorbat (DHA) orantısızlaşır. MDHA, Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat (NADPH) bağımlı bir enzim olan MDAR ile doğrudan AsA'ya dönüştürülebilir. Oksitlenmiş DHA, GSH'ı azaltıcı bir güç kaynağı olarak kullanan DHAR tarafından AsA'ya geri dönüştürülebilir. Oksitlenmiş GSH (GSSG), daha sonra GR ve NADPH ile GSH'a geri dönüştürülür. Sonuç olarak, elektron verici olarak kullanılan AsA tekrar eski formuna yenilenebilmesi için etkin bir AsA-GSH döngüsü ile desteklenen APX, bitki hücresinde

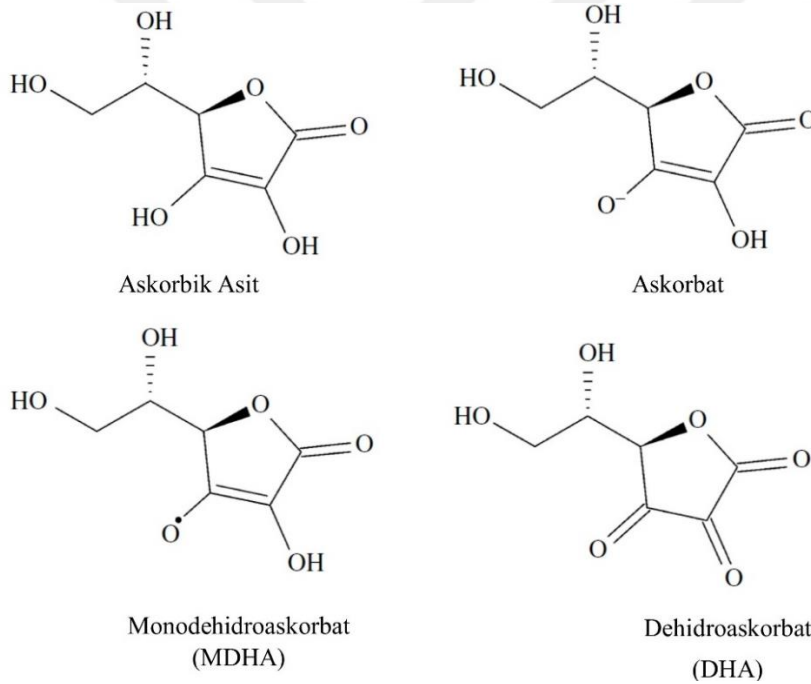
zehirli H₂O₂ seviyelerinin meydana gelmesine engel olur (Uzilday ve ark. 2015). Hücre içinde bulundukları bölgeye göre, stromal askorbat peroksidaz (sAPX), tilakoid membrana bağlı askorbat peroksidaz (tAPX), sitozolik askorbat peroksidaz (cAPX) ve glioksizom membrana bağlı askorbat peroksidaz (gmAPX) (Saed-Moucheshi ve ark. 2014) ve mitokondriyel membranlara bağlı askorbat peroksidaz (mitAPX) (Garg ve Manchanda 2009) olmak üzere beş farklı APX izoformu tespit edilmiştir. Kloroplastlarda su-su döngüsü ROT düzeylerinin önemli bir düzenleyicisidir. Bu döngüde APX'in stromal ve tilakoid membrana bağlı izoformları (sAPX ve tAPX) H₂O₂ detoksifikasyonu mekanizmasına katılırlar. Su-su döngüsünde fotosistem II (PSII)'de sudan koparılan bir elektron fotosistem I (PSI)'de oksijene aktarılır ve O₂⁻ meydana gelir. Meydana gelen O₂⁻ membranlara bağlı olan Cu/Zn-SOD ile H₂O₂'ye dismute edilir. Tilakoid membrana bağlı olan tAPX elektron vericisi olarak askorbat kullanarak H₂O₂'yi H₂O'ya dönüştürür. Bu enzimin reaksiyonları ROT süpürülmesinde ilk katman olarak işlev görür ve ikinci katmanda stromada Fe-SOD ve sAPX ile giderilir. APX reaksiyonu tarafından oksitlenen AsA, ferrodoksin, GSH ve NAD(P)H bağımlı yollarla giderilir (Şekil 1.2) (Maruta ve ark. 2016).

GPOX, fizyolojik işlevleri ve gen dizilimi açısından APX'den ayırt edilebilir. GPOX indol-3-asetik asit (IAA)'i parçalayarak lignin biyosentezinde ve H₂O₂'yi dismute ederek biyotik streslere karşı bitkilerde savunmada rol oynar. GPOX, AsA'yı oksitlemek için guaicol ve pyrogallol gibi elektron vericilerini kullanır (Gill ve Tuteja 2010).

Bitki glutatyon transferazları (GST, EC 2.5.1.18), elektrofilik ksenobiyotik substratların tripeptid GSH ile konjugasyonunu katalize eden büyük ve çeşitli enzimler grubudur. Bitki GST'leri herbisit detoksifikasyonu, antosiyaninlerin vokuolde ayrı tutulmasında, tirozin metabolizmasında, hidroksiperoksit (H₂O₄) detoksifikasyonunda, apoptozun düzenlenmesi gibi biyotik ve abiyotik streslerde meydana gelen tepkilerde işlev görmektedir. Noctor ve ark. (2002) GST'lerin deoksiribonükleik asit (DNA), ribonükleik asit (RNA) ve proteinlere zarar verebilecek sitotoksik veya genotoksik bileşiklerin ortadan kaldırılmasında potansiyelleri olduğunu belirtmişlerdir. GST'ler GSH yardımıyla peroksitleri azaltabilir ve sitotoksik, genotoksik bileşikleri süpürücüleri üretebilir. Bitki GST gen aileleri soya fasulyesinde 25, mısırdaki 42 ve *Arabidopsis* bitkisinde 54 üye olmak üzere çok çeşitlilik göstermektedir (Gill ve Tuteja 2010).

Askorbat (AsA, L-askorbik asit-C vitamini), yüksek bitki hücrelerinde bulunan en bol hidrofil antioksidandır ve hücrenin çözünabilir karbonhidrat içeriğinin %10'una kadar olan

miktarlara ulaşabilir (Davey ve ark. 2002). Aynı zamanda AsA özellikle yapraklarda GSH'dan 5-10 kat daha fazla bulunabilir. AsA tüm bitki dokularında bulunmasına rağmen, kuru tohumlarda bulunmamaktadır. AsA, yapraklarda köklere oranla daha yoğun bir biçimde bulunur ve bu oran meristem dokularında daha yüksektir. AsA floemle yapraklardan diğer kaynak dokulara (meyve, rizom vb. dokular) taşınır. AsA konsantrasyonları narenciye gibi pek çok meyvede yüksek orandadır. Bununla birlikte pek çok türde yapraklarda AsA oranı meyvelerden yüksektir. AsA, hücre duvarı dâhil olmak üzere pek çok hücre organelinde bulunur. Ancak genellikle vakuollerde düşük konsantrasyona sahiptir. Bitkilerde fizyolojik pH'da çoğunlukla askorbat anyonu bulunur. *Ene*-diol grubundan bir elektron kaybedildiğinde MDHA radikali üretilir. Daha fazla oksidasyon sonucu ise DHA üretilir (Şekil 1.4) . AsA'nın bir elektron verme yeteneği ve MDHA'nın nispeten düşük reaktivitesi ROT süpürülmesi açısından oldukça önemlidir (Smirnoff 2005).

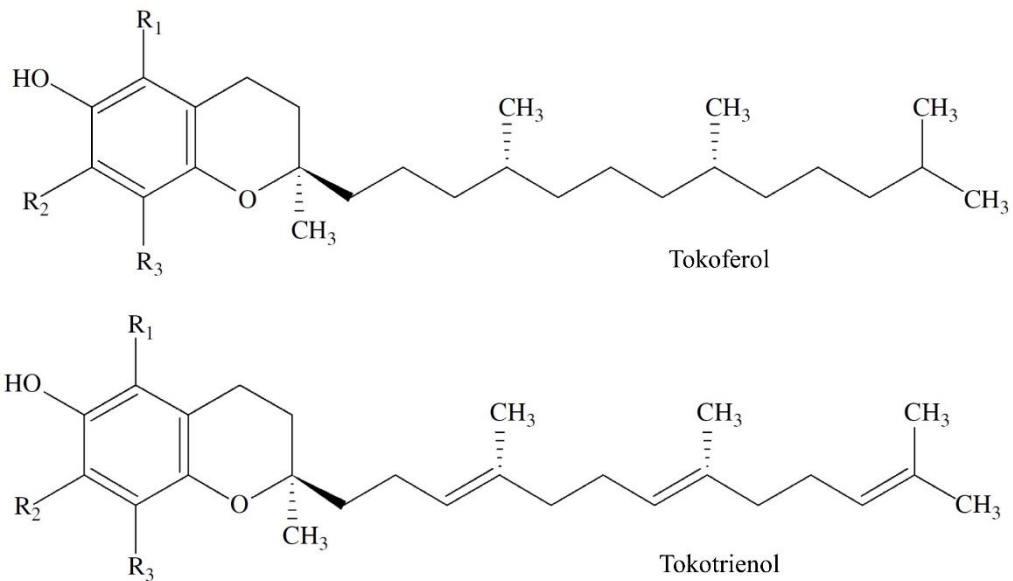


Şekil 1.4. Asorbik asit ve oksidasyon ürünlerinin yapıları (Smirnoff 2005)

GSH (c-glutamyl-cysteinyl-glycine), küçük hücre içi tiol molekülüdür ve enzimatik olmayan güçlü bir antioksidandır. GSH bitki dokularında indirgenmiş bir biçimde sitoplazma, endoplazmik retikulum, vakuol, mitokondri, kloroplastlar, peroksizomlar ve apoplast gibi hücre bölümlerinde bulunur. GSH, birçok metabolik fonksiyonu düzenler; hem α - tokoferolün hem de zeaksantin indirgenmiş halini muhafaza ederek membranları korur, tiol gruplarını

koruyarak stres koşulları altında proteinlerin oksidatif denatürasyonunu önler ve hem GPX hem de GST için bir substrat görevi görür. GSH zehirli metallerin ve metalloidlerin şelatlanmasına yardımcı olur ve bunlar daha sonra içine taşınarak burada birikirler. Hücre için zehirli bir molekül olan metilglükosalin detoksifikasyonu için glioksalaz yolunun (glioksalaz I ve glioksalaz II enzimlerinden oluşur) birinci reaksiyonunda GSH'a ihtiyaç vardır. GSH molekülünün birçok fitohormon ve sinyal molekülü ile etkileşimi vardır (Saed-Moucheshi ve ark. 2014, Hasanuzzaman ve ark. 2017).

Tokoferoller ve tokotrienoller yüksek bitki plastitleri ve siyonobakteriler tarafından üretilir (Şekil 1.5). Tokoferollerin bitkilerde bilinen dört izoformu (α , β , γ , δ) vardır. α -tokoferol, yapraklarda ana form iken, γ -tokoferoller tohumlarda ana formdur. δ -tokoferol ve β -tokoferol diğer tokoferollere oranla daha az miktarda bulunur. Tokonitrioller ise monokotiledon türlerde ve tütün gibi birkaç dikotiledon türde bulunur (Smirnov 2005). Tokoferoller ROT ve lipid reaktiflerinin süpürücülerindendir. Tüm bitki bileşenlerinde bulunabilir. Tokoferoller hem antioksidan olarak hem de antioksidan olmayan işlevleri bakımından biyolojik membranlar açısından önemlidirler. Membrana bağlı olarak bulunan α -tokoferol (vitamin E) moleküler yapısında barındırdığı üç metil grubundan dolayı yüksek antioksidan aktivite gösterir. Yüksek bitkilerin hücre membranların α -tokoferol içeriği, fotooksidatif strese karşı önemli bir koruyucu vazifesi görmektedir. Karotenoidler gibi, tokoferoller de tilakoid membranı korur. α -tokoferoller okside olmuş radikalleri doğrudan onarabildiklerinden dolayı, lipidlerin oksidasyonunu önlerler (Saed-Moucheshi ve ark. 2014).



Şekil 1.5. Tokoferol ve tokotrienol moleküllerinin kimyasal yapısı (Smirnov 2005)

Prolin ozmolit bir moleküldür. Aynı zamanda güçlü bir antioksidan ve potansiyel bir programlı hücre ölümü inhibitörüdür. Enzimatik olmayan bir antioksidan olan prolin ROT'un olumsuz etkilerini azaltmaktadır. Tuz, kuraklık ve ağır metal stresinden sonra bitkilerde prolin miktarı artmaktadır. Serbest prolin bir ozmoprotektan, protein dengeleyicisi, metal tutucu, lipid peroksidasyonunu engelleyici, $\cdot\text{OH}$ ve $^1\text{O}_2$ süpürücüsüdür (Gill ve Tuteja 2010).

Fotosistem II (PSII)'de üretilen yüksek seviyedeki $^1\text{O}_2$, kloroplast içerisindeki proteinler, karotenoidler ve lipidlerle, ayrıca direk olarak sitozolik bileşenler ile reaksiyona girebilir (Dietz ve ark. 2016). Bitkiler, fotosentetik membranlarda meydana gelen aşırı enerji yüklemesinden kurtulabilmek için bazı mekanizmalar geliştirmişlerdir. Fotosentetik organizmalarda karotenoidler, β -karoten, zeaksantin ve tokoferoller, meydana gelen aşırı enerjiyi ısı olarak dağıtır, ROT ve lipid peroksidasyonuna engel olurlar. Doğada 600'den fazla karotenoid vardır. Yağda çözünebilir antioksidan olan karotenoidlerin, oksidatif stres toleransını artırmak gibi bitki metabolizmasında çok sayıda fonksiyonu vardır. Karotenoidler bitkilerde üç önemli görevi yerine getirirler. İlk olarak 400 ile 550 nm dalga boyu arasındaki ışığı absorbe ederek klorofile aktarırlar (Gill ve Tuteja 2010). İkinci olarak, ksantofil döngüsü karotenoidleri $^1\text{O}_2$ ile uyarılan klorofilin tekrar eski formuna geri dönmesinde işlev görür, böylece triplet klorofil ve ROT oluşumuna engel olur. Karotenoidler doğrudan ROT ile reaksiyona girebileceği gibi diğer antioksidanlar tarafından üretilen ROT ile de reaksiyona girebilir (Noctor ve ark. 2015). Üçüncü olaraksa fotosistemi, burada bulunan proteinleri ve tilakoid membranı korurlar (Gill ve Tuteja 2010). Yüksek ışık stresi altında toplam ksantofil, zeaksantin ve anteraksantin gibi karotenoid miktarları artış gösterebilir (Noctor ve ark. 2015).

Flavonoidler, bitkiler âleminde oldukça yaygın olan bileşiklerdir. Bitkilerin yapraklarında, çiçeklerinde ve polenlerinde bulunur. Flavonoidler genellikle bitki vakuollerinde glikozit olarak birikirler. Ancak yaprak yüzeylerinde ve diğer bitki parçalarında eksudat olarak da bulunabilirler. Bitki hücrelerindeki flavonoid konsantrasyonu genellikle 1 mM'nin üzerindedir. Flavonoidler, yapılarına göre flavonoller, flavonlar, izoflavonlar ve antosiyaninler olarak sınıflandırılabilir. Flavonoidlerin, çiçek, meyve ve tohum pigmentasyonunda, bitki patojenlerine karşı ve UV ışığına karşı korunmada, bitki fertilitesi ve polen çimlenmesinde rol aldığı ve bitki patojen etkileşiminde sinyal molekülü olarak işlev gördüğü bildirilmektedir. Flavonoidler bilinen en biyoaktif bitki sekonder metabolitleri arasındadır. Çoğu flavonoid, AsA ve α -tokoferol gibi iyi bilinen antioksidanlardan daha

yüksek performans gösterir. Flavonoidler olumsuz çevre koşullarında hücrelere zarar vermeden ROT süpürücüsü olarak görev yapmaktadır. Flavonoidler ve diğer fenolik bileşikler ultra viyole (UV) ışığını absorbe ederler. Flavonoidler ve fenolik bileşikler sentezleyen bitkiler, diğerlerine oranla UV stresine karşı daha dayanıklıdır. Yaralanma, kuraklık, metal toksitesi ve besin yetersizliği gibi biyotik ve abiyotik streslerde flavonoidlerin gen ifadesinde artış olduğu tespit edilmiştir (Gill ve Tuteja 2010).

Bitkide patojen tarafından meydana gelen enfeksiyonlarda aşırı duyarlı reaksiyon (HR) ve sistemik kazanılmış direnç (SAR) yanıtlarında H_2O_2 ve CAT enziminin rolü olduğunu bilinmektedir. Salisilik asit (SA) CAT enzimini baskılayarak H_2O_2 seviyesinin artmasına neden olur ve bu durumda patojenez sinyal iletim zincirinin bir parçası olduğu ileri sürülmektedir. Aynı zamanda SA, APX enzimini de baskılar. Bazı durumlarda patojen bitki içerisinde sistemik bir tepkiye neden olur ve uzak dokuların sonraki enfeksiyonlara karşı direnci (SAR) uyarılır. Bir CAT izoformuna SA bağlanarak aktivitesini baskıladığını ve bunun sonucunda H_2O_2 seviyesinin yükseldiğini ve SAR'ın SA ile birlikte H_2O_2 yoluyla hareket edebileceği sonucuna varılmıştır (Perl-Treves ve Perl 2002).

1.2. Canavar Otu Parazit Bitkileri

Canlılar arasındaki ilişkiler ve etkileşimler oldukça karmaşık sistemlerdir ve bunları anlamak basit değildir. İnsanoğlu günümüzden yaklaşık olarak 10000 yıl önce yerleşik hayata geçerek tarım faaliyetlerine başlamış ve dolayısıyla da bitkilerle yakın ilişkiler kurmuştur. Kurulan bu ilişkiler sadece insan ve kültür bitkileri arasında değil aynı zamanda kültür bitkileri ve onların parazitleri arasında da meydana gelmiştir (Pérez-de-Luque ve ark. 2009). 4000'den fazla angiosperm türü diğer bitkilerden beslenmek üzere evrim geçirerek parazit bitki ismini almışlardır. 4000 bitkinin içerisinde yer alan Orobanchaceae familyası *Orobanche* ve *Phelipanche* spp. dâhil olmak üzere, 90 cins ve yaklaşık olarak 1800 tür ile parazit tohumlu bitkiler arasında en fazla türü içeren familyadır (Nickrent ve ark. 1998, Pérez-de-Luque ve ark. 2008, Pérez-de-Luque ve ark. 2009, Zare 2012).

Orobanche cinsi altında toplanan canavar otları yapılan son taksonomik çalışmalarda dört seksiyon altında toplanmıştır. Bunlar; sect. *Orobanche* (=sect. *Osproleon* Wallr.), sect. *Trionychon* Wallr. (Eski Dünya Canavar Otları), sect. *Gymnocaulis* Nutt. ve sect. *Myzorrhiza* (Philippi) Beck. (Yeni Dünya Canavar Otları)'dır. Taksonomik karakter ve gelişen filogenetik analiz teknikleri, eski dünya canavar otu bitkilerinin *Orobanche* ve *Phelipanche* olarak iki genusta isimlendirilmesine neden olmuştur. Buna göre; *P. ramosa* (L). Pomel ve *P.*

aegyptiaca (Pers.) Pomel şeklinde düzenlenirken, *Orobanche crenata* Forsk., *O. cernua* Loeffl., *O. cumana* Wallr., *O. minor* Smith ve *O. foetida* Poir. bitkilerinin isimlerinde herhangi bir deęişim olmamıştır (Demirbaş 2011).

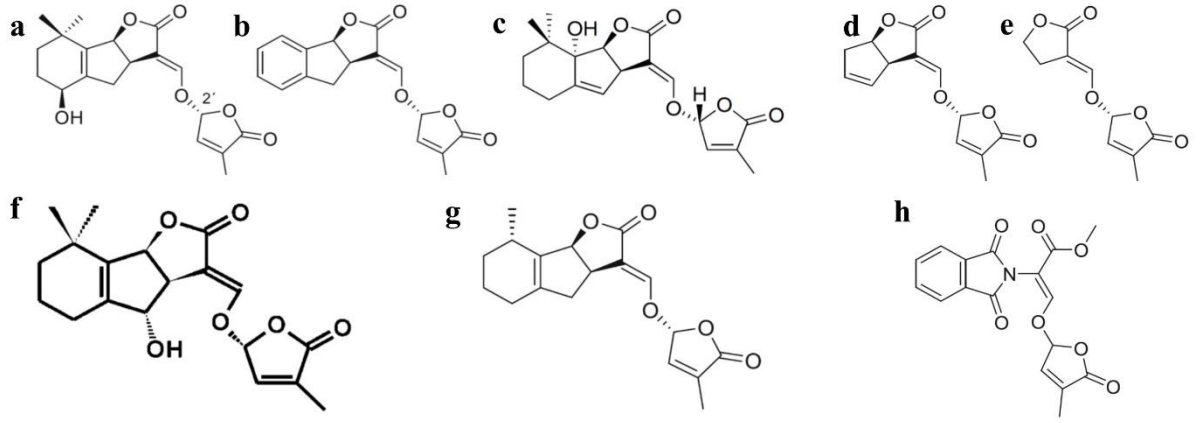
Parazit bitkiler fotosentez yapabilme kabiliyetine sahip olanlar (hemiparazit) ve klorofilden yoksun fotosentez yapabilme kabiliyetine sahip olmayanlar (holoparazit) olmak üzere ikiye ayrılırlar (Thorogood ve ark. 2009). Orobanchaceae familyası içinde yer alan canavar otu bitkileri fotosentez yeteneğinden yoksun tam parazit bitkilerdir. Canavar otu bitkileri konukçu oldukları (Çizelge 1.2.) bitkilerin su, mineral ve karbon kaynaklarını kullanarak bu bitkilerde hasara neden olurlar (Nickrent ve ark. 1998, Vieira ve ark. 2003, Abbes ve ark. 2008, Takagi ve ark. 2009). Parazit bitkiler haustoryum (emeç) olarak bilinen yapılar aracılığı ile konukçu bitkilerin kök ya da gövdelerini enfekte ederler (Westwood ve ark. 2010).

Konukçu bitki köklerinden salgılanan bazı sekonder bitki metabolitlerinin canavar otlarının çimlenmesini uyardığı bilinmektedir. Bunların arasında en güçlü aktivite strigolaktonlar olarak adlandırılan yeni fitohormon grubu bileşiklerdir (Fernández-Aparicio ve ark. 2011). Strigolaktonlar (SLs) allelokimyasal maddeler olarak, karateonidlerden türemiş fitohormonlardır ve rizosferde sinyal molekülleri olarak tanımlanmışlardır. Strigolaktonlar parazit bitkilere konukçu olan veya olmayan bitkiler tarafından üretilirler. Strigolaktonlar bitki kökleri ile parazit tohumlar ve mantarlar arasındaki parazitik ve simbiyotik ilişkiler ile ilgili bileşiklerdir (Reizelman-Lucascen 2003, Marzec 2016). İlk strigolakton 1966 yılında *Striga* bitkisi konukçusu olmayan pamuğun kök salgılarından izole edilip (+) strigol olarak isimlendirilmiştir (Screpanti ve ark. 2016). Strigolaktonlar ilk defa *Striga* bitkisinde tanımlanmıştır bundan dolayı da strigolakton olarak isimlendirilmişleridir (Mishra ve ark. 2017). Yirmiden fazla doğal strigolakton belirlenmiş ve yenileri de belirlenmektedir (Trabelsi ve ark. 2017). En bilinen strigolaktonlar; strigol, orobankol, alektrol ve sorgolaktondur (Kgosi ve ark. 2012). Strigolakton analoglarının sentezine ilk katkı 1976 yılında, GR-bileşikleri adı verilen bir seri hazırlayan Johnson grubundan gelmiştir. GR (Gerald Roseberry) serisi GR24, GR28, GR7, GR5'den oluşmaktadır (Şekil 1.6). Bu analoglar arasında GR24 çimlenmeyi teşvik eden en etkili sentetik bileşiktir (Reizelman-Lucascen 2003). Canavar otlarının çimlenmesini sağlayan strigolaktonlar sadece konukçu bitki tarafından salgılanır. Bilinen çimlenme uyarıcıları arasında, strigolaktonlar (SLs) 10^{-12} M gibi düşük seviyelerde çimlenmeye neden olan en aktif uyarıcılardır (Habimana ve ark. 2014, Trabelsi ve ark. 2017). Canavar otlarının çimlenmesi için tanımlanan çimlenme uyarıcıların çoğu strigolakton

ailesine ait olmasına rağmen, canavar otlarının çimlenmesinde etkili olan seskiterpen laktonlar, polifenoller ve izotiyosiyanatlar gibi kimyasal moleküllerde olduğu tespit edilmiştir (Delavault 2015).

Çizelge 1.2. Canavar otu türleri ve enfekte ettikleri bitki familyaları (Parker 2013).

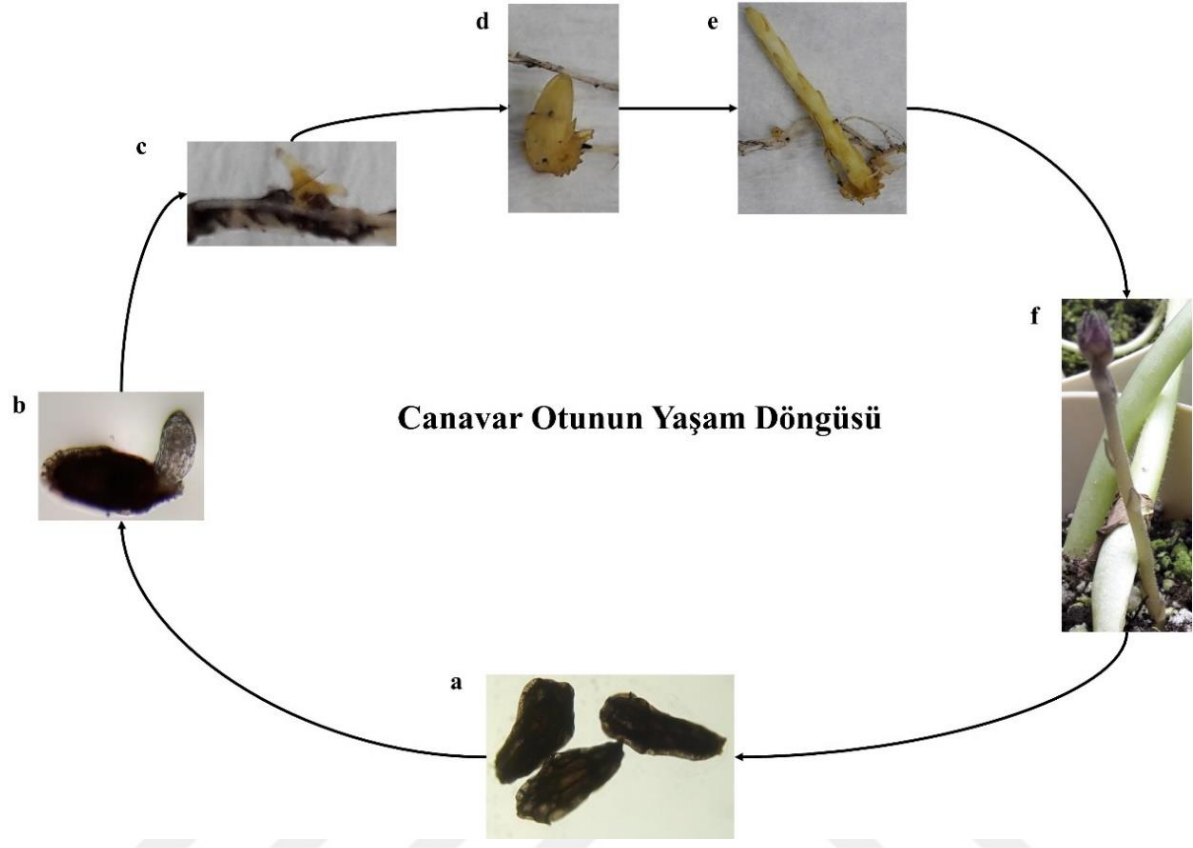
<i>Orobancha crenata</i>	Fabaceae
	Apiaceae
	Cucurbitaceae
	Solanaceae
	Lamiaceae
	Ranunculaceae
	Asteraceae
<i>Orobancha cumana</i>	Asteraceae (<i>Helianthus annuus</i>)
<i>Orobancha cernua</i>	Solanaceae
	Asteraceae
<i>Orobancha foetida</i>	Fabaceae
<i>Orobancha minor</i>	Fabaceae
	Asteraceae
	Solanaceae
<i>Orobancha ramosa</i> (syn. <i>Phelipanche romosa</i>)	Solanaceae
	Brassicaceae
	Cannabaceae
	Fabaceae
	Asteraceae
	Chenopodiaceae
	Amaranthaceae
	Malvaceae
	Rosaceae
<i>Orobancha aegyptiaca</i> (syn. <i>Phelipanche aegyptiaca</i>)	Solanaceae
	Brassicaceae
	Cannabaceae
	Fabaceae
	Asteraceae
	Chenopodiaceae
	Amaranthaceae
	Malvaceae
	Rosaceae
	Apiaceae
	Cucurbitaceae



Şekil 1.6. Strigolaktonlar (a: Strigol, b: GR24, c: Alektrol, d: GR7, e: GR5 f: Orobankol, g: Sorgolakton, h: Nimengen-1) (Matusova ve ark. 2005, Xie ve ark. 2008, Becard ve ark. 2012, Zwanenburg ve ark. 2016)

Canavar otları yaşam döngülerinin büyük bir kısmını toprak altında geçirir ve toprakta strigolaktonlarla karşılaşmaya kadar dormant halde kalmaktadırlar. Canavar otunun yaşam döngüsü iki aşamada gerçekleşir. Bunlardan ilki bağımsız olarak isimlendirilen aşama, tohumun su alarak şişmesi ve depolamış olduğu rezervleri kullanarak kökçük geliştirmesi ile başlar. Bağımlı olarak isimlendirilen ikinci aşama ise emeç oluşumu ve konukçusunun iletim sistemine bağlanması ile gerçekleşir. Gelişmenin erken aşamaları parazitin hayatta kalması için kritiktir, çünkü çimlenmiş fideler konukçuya bağlanmakta başarısız olur ve konukçunun enerji rezervlerini kullanmazsa ölür. Parazit bitkiler emeç olarak bilinen yapılar aracılığıyla konukçularının kök ya da gövdelerine yapışarak bitkileri istila ederler. Emecin parazitik etkileşimdeki 3 görevi konukçuya bağlanma, istila ve konukçu kaynaklarının fizyolojik olarak parazite yönlendirilmesidir. Konukçunun besin maddelerini kazanma ve kaynaklarını depolama tüberkül ve nodül denilen parazit organ tarafından yapılır (Westwood ve ark. 2010, Fernández-Aparicio ve ark. 2011, Aly 2013, Delavault 2015, Trabelsi ve ark. 2017). Köklerdeki tüberkül büyüyerek genç sürgünleri oluşturur. Canavar otları konukçudan gelen besin maddeleri ile toprak yüzeyine çıkmasından kısa bir süre sonra yeni sürgünler oluşturur, çiçeklenir ve meyve içerisinde tohum meydana gelir. Canavar otunun yaşam döngüsü 3-7 ay arasında değişmektedir (Aksoy ve Pekcan 2014). Canavar otu bitkisinin tohumları küçüktür. Bazı cinslerin tohumları 0,2-2 mm arasında değişir ve tohumların taşıdığı hücre sayısı sadece 200'dür (Joel 2013a). Tek bir canavar otu bitkisi 500.000'den fazla tohumu serbest bırakabilir. Tohumların toprakta 15-20 yıl canlı kalabildiği bilinmektedir (Habimana ve ark. 2014).

Çalışmalar sırasında elde edilen fotoğraflar aracılığıyla *O.cumana* bitkisine ait yaşam döngüsü Şekil 1.7’de gösterilmiştir.



Şekil 1.7. Canavar otu yaşam döngüsü [a: Tohum, b: Çimlenme, c: Konukçuya tutunma, d-e: Tüberkül gelişimi, f: Çiçeklenme (Orijinal)]

Canavar otunun konukçu olduğu bitkiler dayanıklı, toleranslı veya duyarlı olabilirler. Tolerans, enfeksiyona dayanma gücünü ifade ederken, dayanıklılıkta ise enfeksiyon hiç meydana gelmez. Parazit bitkilere karşı direnç mekanizmaları bağlanma öncesi ve bağlanma sonrası olarak iki sınıfta incelenebilir. Dayanıklılık, konukçu veya konukçu olmayan bir bitkinin parazit oluşumunu ve büyümesini engellemek, parazit saldırısından ve sonraki saldırılardan kaçınma yeteneğidir. Dayanıklılık mekanizmaları arasında, çimlenme uyarıcılarının az üretilmesi, parazit bitkide çimlenmenin baskılanması, emeç gelişiminin engellenmesi ve konukçunun hücre duvarında enfeksiyon sırasında meydana gelen kalınlaşma ve fiziksel olarak engel oluşması sıralanabilir. Bitki parazit etkileşiminde iki çeşit direnç vardır, konukçu ve konukçu olmayan direnci. Doğal koşullar altında bir parazit bitki tarafından parazitize olmayan bitkiler, konukçu olmayan bitkiler olarak kabul edilir. Konukçu olmayan direnç, bitkilerdeki en yaygın direnme şeklidir ve karmaşık genetik yanıtları

içerisinde barındırır. Belirli bir parazite karşı konukçu olmayan direnci ifade eden bitkiler, zamanla parazit konukçu aralığının bir parçası haline gelecek gibi görünmemektedir. Buna karşılık, kök parazitlerinin belirli konukçu bitkilerle birlikte evrimleşmesi, parazit saldırılarına karşı tolerans ve direnç mekanizmalarının gelişmesine neden olmuştur. Konukçu bitkinin parazit bitkiye olan yanıtı duyarlılıktan kısmi direnç ile tam direnç arasında değişebilir. Örneğin Poaceae familyasına ait bir bitkiyi hemiparazit bir cins olan *Striga* bitkileri için uygun konukçu değildir. Ancak nadiren de olsa *Striga* bitkileri dikotiledon olmayan bir konukçuyu parazitize edebilirler. Bitki gen kaynaklarının içerisinde çeşitliliğin tanımlanması direnç ve duyarlılık mekanizmalarının tanımlanması için önemlidir (Timko ve Scholes 2013).

Konukçu ile parazit bitkilerin iletim demetleri arasındaki başarılı bir yapışma, parazit bitkiler için hayati öneme sahiptir. Dayanıklı çeşitlerde parazitin gelişimi kortekste, endodermiste iletim sistemine bağlanmadan önce veya sonra durdurulur (Yoder ve Scholes 2010). Dayanıklılık kalloz ve süberin gibi bileşiklerin birikimi, konukçu hücre duvarında proteinlerin çapraz bağlanması, fenolik bileşiklerin birikimi, lignifikasyon ve nekrozlaşma, zehirli fitoaleksinlerin salgılanması ile ilgilidir (Goldwasser ve ark. 1999, Pérez-de-Luque ve ark. 2005, Yoder ve Scholes 2010). Bazı dayanıklı konukçularda da canavar otu yapışması meydana gelebilir. Konukçunun merkez silindrine ulaşan parazit fiziksel bir bariyer (ligninleşmiş hücreler) ile karşılaşır. Parazit konukçunun fiziksel bariyerini aşarak yapışmakta başarılı olur. Ancak, ligninleşmiş hücreler yapışmayı başaran dokuları bir halka gibi çevreler (Pérez-de-Luque ve ark. 2006).

Tüm parazit bitkilerin ortak özelliği endofitik bir organ olan emeç, konukçu bitkiye bağlanmayı sağlar (Delavault 2015). Genellikle parazit ve konukçu farklı bitki familyalarına ait varlıklardır. Bu iki bitki arasında emeç vasıtası ile meydana gelen bağlantıda su, besin maddeleri ve çeşitli makromoleküllerin hareketleri gerçekleşmektedir. Orobanchaceae familyasında yanal ve uç emeç olmak üzere iki tür emeç vardır. Yanal emeç ikincil emeç olarakta bilinir, parazit köklerinin yanal uzantıları olarak gelişir. Çimlenmeden hemen sonra meydana gelen emeç ise uç emeç olarak bilinir (Joel 2013b). Uyarıcı moleküllerle uyarılan *Orobanche* tohumları bir radikula (kökçük) ve procaulome (öncül gövde) olarak adlandırılan bir germ tüpü üretir. Germ tüpü hücreleri konukçu bitkiye doğru pozitif kemotropizm sayesinde büyür. Canavar otu bir konukçunun köküne ulaştığında, kök uzaması sona erer ve apikal hücreler konukçu bitkiye yapışmayı sağlayacak musilaj salgılar üretir. Tutunmadan sonra emecin ucu şişmeye başlar ve müdahaleci hücreler aracılığı ile emecin kortekste nüfuz etmesini sağlayan appressorium adı verilen bir yapı gelişir. Appressorium hücrelerinin kök

dokularına doğru ilerlemesi pektin metilesteraz ve poligalakturonaz aktiviteleri ile kolaylaşan mekanik basınç ile gerçekleşir. Endodermis, konukçunun iletim sistemini içeren merkezi silindire erişmek için appressorium'un geçmesi gereken son fiziksel bariyerdir. Bu son adım kütinaz aktivitesi ile kolaylaşır (Delavault 2015). Emecin yapısı oldukça karmaşıktır ve birkaç yapısal bölgeden meydana gelir. Olgun emecin bir kısmı konukçu dokuları içerisinde endofit olarak bulunur. Bir diğer kısmı da konukçu ile parazit arasında ekzofit olarak üst emeç veya köprü emeç olarak isimlendirilir (Joel 2013b).

Tüberkül, parazitin emeci ile konukçu arasında bağlantı kurulduktan sonra gelişir. Tüberkül, konukçunun kök yüzeyinde genç parazitin fide türünde oluşturmuş olduğu yapıdır. Bir apikal sürgün meristemi ve geotropik olmayan adventif köklerden oluşan bir taç gelişir. Eğer parazit tohumu konukçu bitkinin çok yakınlarında çimlenmişse, tüberkül tohum tabanı içerisinde gelişmeye başlar. Nadir durumlarda tüberkül konukçunun kök korteksinde gelişim gösterir. Tüberkül boyutu, parazit ve konukçu bitkiye bağlı olarak birkaç mm veya cm'ye kadar ulaşabilir. Tüberkül uzunluğu *O. crenata* parazitinde 10 cm, *P. aegyptiaca* parazitinde 5 cm, *O. cumana* parazitinde ise çok daha kısadır (Joel 2013b).

Konukçu dokularına penetre olan canavar otu mekanik etki ve enzimatik sindirim ile konukçunun hücre duvarlarında selülaz, hemiselülaz, pektinolitik enzimler (PG, pektin, metilesteraz), POX ve proteaz içeren enzimlerini salgılayarak değişiklik yaratır. Bu enzimler konukçu hücre duvarlarını ve özellikle orta lamelleri kırabilir. Bu durumda konukçunun kökünde bulunan parazite ait müdahaleci hücrelerin ilerlemesini kolaylaştırabilir (Veronesi ve ark. 2007). Bazı canavar otu ırklarında bulunan hücre dışı peroksidazların, konukçudan salgılanan ve lignin öncülleri olarak bilinen fenolik bileşiklerle reaksiyona girdiği saptanmıştır. Bu durumun *Or3* genine sahip çeşitlerin lignin tabakasının yapısından ileri geldiği belirlenmiştir. Hücre dışı peroksidazın bulunmamasının ise lignin yapısını koruduğu ve bu durumunda parazit bitkinin konukçuya yapışmasını kolaylaştırdığı tespit edilmiştir (Antonova ve TerBorg 1996). Canavar otu enfeksiyonu sırasında konukçunun savunma mekanizmasının etkili bir şekilde kırılmasının sebebi enfeksiyonun başlangıcından, tüberkül oluşumuna kadar geçen sürede konukçu bitkide O_2^- ve H_2O_2 üretiminin az olmasından meydana geldiği belirlenmiştir (Levine 2004). Parazit bitkinin radikulasındaki POX aktivitesinin konukçu bitkinin kök sistemine yapışması için hücre duvarlarının gevşemesinde etkili olduğu belirlenmiştir (Mor ve ark. 2008).

Canavar otu enfeksiyonu sonrasında konukçu bitkide, savunma ile ilişkili proteinler, proteinaz inhibitörleri gibi, patojenezis ile ilişkili (PR) proteinler, hücre duvarını modifiye eden proteinler, ROT detoksifiye eden enzimler, sekonder metabolit sentezi ile ilişkili enzim miktarlarında değişimler meydana gelmiştir (Pérez-Vich ve ark. 2013). Bezelye (*Pisum sativum*) bitkisinin *O. crenata* parazit bitkisi ile yapılan proteomik bir çalışmada, enfekte ve enfekte olmayan bezelye bitkilerinin kök dokularından yapılan 2-D protein elektroforezi sonucunda gümüş nitrat boyası ile boyanmış 500 ayrı protein noktası tespit edilmiştir. Çalışmada enfekte olan ve olmayan kökler arasında anlamlı farklılıklar bulunmuştur. İnokülasyona yanıt olarak daha duyarlı olan çeşitte, karbonhidrat metabolizmasındaki enzimlerin (fruktokinaz, früktoz bisfosfat aldolaz) azot metabolizmasındaki enzimlerin (ferrodoksin-NADP redüktaz) ve mitokondrideki elektron taşıma zincirindeki enzimde (alternatif oksidaz 2) azalma meydana gelmiştir. Daha dayanıklı çeşitte azot asimilasyon yolağındaki enzimler (glutamin sentetaz), tipik patojen saldırısında rol alan proteinler, β -1,3-glukonaz ve peroksidaz gibi PR proteinlerinde artış meydana gelmiştir (Castillejo ve ark. 2004). Vrânceanu ve ark. (1980)'de ayçiçeğinin *O. cumana* bitkilerine karşı direncin monogenik olarak aktarıldığını ve gen için gen mekanizması ile yönetildiğini ortaya atan ilk kişilerdir (Timko ve Scholes 2013). Romanya' da tespit edilen beş *O. cumana* ırkına (A, B, C, D ve E) karşı direnç gösterebilen *Or1*, *Or2*, *Or3*, *Or4*, *Or5* olarak isimlendirilen 5 dominant gen tespit edilmiştir. Kaya ve ark. (2004) yılında Türkiye'de G ırkının varlığından bahsetmişlerdir. Romanya'da ise F ırkına karşı *Or6* geni tarafından kontrol edilen dayanıklılık özelliği tespit edilmiştir (İmerovski ve ark. 2016). A'dan E'ye kadar olan ırklara karşı direnç dominant tek bir gen tarafından idare edilirken, F ırkında direncin başlangıçta resesif aleller tarafından iki lokusta kontrol edildiği ancak daha sonra ırk spesifik olmayan altı kantitatif karakter lokusu (QTL) ile kontrol edildiği rapor edilmiştir (Rodríguez-Ojeda ve ark 2001, Akhtouch ve ark. 2002). Baklagillerde *Orobanch*e ve *Phelipanche* bitkilerine karşı direnç poligeniktir, düşük kalıtsallığa ve çevreye oldukça duyarlıdır. Baklada *Oc1*, *Oc2* ve *Oc3* olarak bağlantılı üç QTL tespit edilmiştir (Timko ve Scholes 2013).

Ayçiçeği ıslahçıları ve canavar otu arasında büyük bir meydan okuma vardır; çünkü ne kadar canavar otuna karşı dirençli ayçiçeği çeşitleri ıslah edilse de, canavar otları ortalama olarak her 20 yılda bir direncin üstesinden gelebilecek başka virulent bir ırk geliştirerek yanıt vermektedir. Son 50 yıl içerisinde çeşitli araştırma grupları klasik ıslah yöntemleriyle A, B, C, D, E ve F ırklarına karşı dirençli ayçiçeği çeşitleri geliştirilmesine katkıda bulunmuştur. Son

yıllarda yapılan çalışmalar sonucunda bazı ülkelerde G ve H ırkları olarak isimlendirilen yeni canavar otu popülasyonları tespit edilmiştir (Kaya 2014).

Canavar otu bitkisi Doğu Avrupa'da (Rusya, Ukrayna, Bulgaristan) Türkiye'de, İspanya'da ayçiçeği üretimi için başlıca sınırlayıcı faktörlerden birisi olarak kabul edilir. Ayrıca canavar otu bitkisi Sırbistan, Macaristan, Moldova, Yunanistan, Tunus, İsrail, İran, Kazakistan, Çin, Moğolistan ve Avustralya'da ve muhtemelen birkaç diğer ülkede de bir sorundur (Evcı ve ark. 2011, Kaya 2014). Bitki tarafından tohumların çok küçük ve çok miktarda üretilmesinden dolayı ayçiçeği yetiştiriciliğinin yapıldığı alanlarda parazit tohumları kolayca dağılmaktadır (Kaya 2014). Canavar otu bitkisi ayçiçeği bitkilerinde %100'e varan verim kayıplarına neden olmaktadır. Genetik direnç en etkili, uygulanabilir, ekonomik ve çevre dostu bir yöntem olarak görülse de genellikle monogenik dirençli çeşitlerin kullanılması daha tehlikeli canavar otu ırklarının ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Bu nedenle Bulgaristan, Romanya ve Rusya gibi ülkelerde bilinen 5 ırktan başka yeni ırklarda gözlenmektedir. Türkiye, dünyada başlıca ayçiçeği üreticilerinden birisidir ve Türkiye'deki ayçiçeği tarlalarının %70'i Trakya bölgesinde yer almaktadır. Trakya bölgesinde ekim nöbetinde buğday ve ayçiçeği bitkilerinin kullanılması hem canavar otunun hem de diğer hastalık etmenlerinin bölgede yayılmasına neden olmaktadır (Evcı ve ark. 2011).

1.3. Ayçiçeği

Ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.) tek yıllık bir bitkidir. Ayçiçeği botanik adını, Yunanca helios (güneş) ve anthos (çiçek) kelimelerinden alır. Ayçiçeği bitkisi Asteraceae familyasına ait Asteroideae alt familyasının Heliantheae oymağına ait diploid ($2n=34$) bir türdür. *Helianthus* cinsi ılıman Kuzey Amerika'ya özgü bir bitki olup, 14 tek yıllık ve 37 çok yıllık türü bulunmaktadır (Jocić ve ark. 2015).

Ayçiçeği, ağırlıklı olarak Avrupa, ABD, Arjantin, Hindistan ve Çin'de yetiştirilen önemli bir yağ bitkisidir (Prasad ve ark. 2017). Ayçiçeği yağ bitkisi olarak yetiştirilmesinin yanı sıra bazı ülkelerde çerezlik olarak da yetiştirilmektedir (Ergen ve Sağlam 2005). Yetiştirme süreleri 90-150 gün arasında değişir (Ketenoglu ve ark. 2011). Ayçiçeği taneleri yüksek oranda yağ içeriğine (%22-55) sahiptir ve yüksek oranda doymamış yağ asitleri (%88) içerir. Linoleik asit (%48-74), oleik asit (%14-40) ve palmitik asit (%4-9) gibi doymamış yağ asitleri ve stearik asit (%1-7) gibi doymuş yağ asitlerini içerir (Gül ve ark. 2017, Bilgen 2018).

Arkeolojik bulgular, Amerikan yerlilerinin M.Ö. 4625 yılında ayçiçeği yetiştiren ilk kişiler olduğunu göstermektedir. Amerika'nın keşfinden kısa bir süre sonra, İspanyol kâşifler,

ayçiçeğini Avrupa'ya, Madrid'deki botanik bahçesine getirmiştir. Bu muhtemelen 1510 yılında yapılan İspanyol seferi sırasında yaşanmıştır. Ayçiçeğinin ilk yayınlanan kaydı, çağın ünlü botanikçilerinden olan Belçikalı Rembert Dodoens tarafından 1568'de tutulmuştur. Ayçiçeği Avrupa'ya gelişinden sonra iki yüzyıl boyunca sadece süs bitkisi olarak kullanılmıştır. Bir yağ bitkisi olarak ayçiçeği kullanımının ilk ipucu, 1716 yılında İngiltere'de endüstriyel kullanım amacıyla ayçiçeği tohumlarından yağ ekstraksiyonu için patent alınmasıyla olmuştur. Bununla birlikte ayçiçeği 1697 yılında Rusya'da yağ bitkisi haline gelmiştir. 1829'da ayçiçeği tohumlarından yağ elde etmenin bir yolunu bulan Belgorod bölgesinden D.S. Bokarev'in icadı, ayçiçeğinin yağ üretimi için tarla bitkisi olarak yetiştiriciliğini başlatmıştır. 1850 yılına kadar Orta ve Doğu Avrupa'da birkaç düzine petrol fabrikası açılmıştır. 19. yüzyılın sonlarında, ayçiçeği hızlı bir yayılış göstermiş ve bunu takiben çok sayıda yerel ayçiçeği çeşitleri ortaya çıkmıştır. İnsanlar bu dönem boyunca ayçiçeğini yağ tüketimi için kullanmıştır (Jocić ve ark. 2015).

Ayçiçeği, dünyanın en büyük dördüncü yağlı tohum bitkisidir (Ketenoglu ve ark. 2011). Bitkisel yağlar insan beslenmesinde oldukça önemli olan temel enerji kaynaklarından biridir. Günümüzde bitkisel yağların elde edildiği yağlı tohumlar hem insan beslenmesi hem de biyoyakıtlar için hammadde olarak üretilmektedir (Semerci ve ark. 2011). Theamin ve Vitamin B1 içeren ayçiçeğinin kurutulmuş saplarının yakıt olarak kullanılmasının yanı sıra sanayide; kâğıt, plastik, boya, sabun ve kozmetikte kullanılmaktadır (Ketenoglu ve ark. 2011). Ayçiçeğinin pulmoner hastalıklar için de tıbbi kullanımları bildirilmiştir. Ayçiçeği bitkilerinin parçaları tekstil endüstrisi, vücut boyama ve diğer süslemeler için boyalar yapımında kullanılmaktadır. Ayçiçeği kozmetik ve boya sanayisinde kullanılmaktadır. Ayçiçeğinin kavrulmuş tohumları ile bir kahve türü yapılmaktadır. Bazı ülkelerde, yağ ekstraksiyonundan sonra arta kalan tohum küspesi, hayvancılıkta yem olarak kullanılmaktadır. Ayçiçeği Sovyetler birliğinde kontrplak astarlarında, etil alkol üretiminde ve maya üretmek için kullanılmaktaydı. Ayçiçeğinin sapları fosfor ve potasyum ihtiva etmektedir. Bu özelliği ile saplar toprağa gübre olarak uygulanabilir. Ayçiçeğinin tohumları, yüksek besin değeri ve anti beslenme faktörlerinin olmaması nedeniyle insan tüketimi için potansiyel bir protein kaynağıdır (Fernández-Luqueño ve ark. 2014).

Dünyada ayçiçeği üretim alanı 2016 yılında 26 205 337 hektar (ha), üretim ise 47 345 036 ton olarak gerçekleşmiştir. Ülkemizde ise ayçiçeği üretim alanı 2016 yılında 720 108 hektar (ha), üretim ise 1 670 716 ton olarak gerçekleşmiştir (Çizelge 1.3). Türkiye üretimde ve ekim alanlarında ilk on ülke arasında yer almaktadır. Türkiye'nin yağlık ayçiçeği üretimi

Trakya-Marmara bölgesinde yoğunlaşırken çerezlik üretimi İç ve Doğu Anadolu ve azda olsa diğer bölgelerde yapılmaktadır (Torun ve ark. 2017).

Çizelge 1.3. Ayçiçeğinin Dünya ve Türkiye’de 2001-2016 yılları arasında ekim ve üretim miktarı (TÜİK 2018 ve FAO 2018).

Yıl	Dünya		Türkiye	
	Hektar	Ton	Hektar	Ton
2001	17 907 384	20 577 730	510 000	650 000
2002	19 579 929	24 575 058	550 000	850 000
2003	23 603 820	27 606 336	545 000	800 000
2004	21 544 649	26 141 787	550 000	900 000
2005	23 188 250	30 776 502	566 000	975 000
2006	24 236 192	31 798 158	585 400	1 118 000
2007	21 476 312	26 491 015	554 678	854 407
2008	25 323 519	36 295 872	580 000	992 000
2009	24 341 892	32 832 614	584 000	1 057 125
2010	23 069 510	31 453 155	641 400	1 320 000
2011	25 649 159	40 135 571	655 700	1 335 000
2012	25 071 000	36 607 614	604 616	1 370 000
2013	26 160 203	45 295 576	609 784	1 523 000
2014	25 256 155	42 584 137	657 458	1 637 900
2015	25 455 572	44 369 319	685 317	1 680 700
2016	26 205 337	47 345 036	720 108	1 670 716

Bu tez çalışmasında, biyotik bir stres etmeni olan canavar otuna, dayanıklı (LG 5582) ve duyarlı (Özdemirbey) 2 ayçiçeği çeşidinin vermiş olduğu yanıtlar araştırılmıştır. Bu amaçla ayçiçeği bitkilerinden canavar otlarının toprak yüzeyine çıktığı gün örnekleme yapılarak morfolojik (kök uzunluğu, gövde uzunluğu, kök yaş ağırlığı, gövde yaş ağırlığı, kök kuru ağırlığı, gövde kuru ağırlığı, canavar otu tohumlarının çimlenme seviyesi, canavar otu enfeksiyon seviyesi, spesifik yaprak alanı) ve biyokimyasal [lipit peroksidasyon seviyesi (TBARS), H₂O₂ miktarı, SOD, POX, CAT aktiviteleri ve izoenzimleri] parametrelerdeki değişimler incelenmiştir.

2. KAYNAK ÖZETLERİ

Palomo ve ark. (1999) yapmış oldukları çalışmada, ayçiçeğinde antioksidan enzim savunma sisteminin genetik değişkenliğini, altısı sitoplazmik erkek kısır, altısı restorer hat olan on iki kendilenmiş hat olmak üzere SOD, CAT, APX, GR ve GPX aktivitelerini ve SOD, CAT ve GPX izoenzim polimorfizmini araştırmışlardır. Antioksidan enzimlerinin seviyelerini belirlemek için 15-20 günlük ayçiçeklerinin 2. yaprak çiftleri kullanılmış ve hatlar arasında önemli farklar tespit etmişlerdir. Ayçiçeğinde CAT, GPX ve SOD'un sırasıyla 3, 6 ve 4 izoenzimi olduğu bildirilmiştir. SOD izoenzimlerinden Mn-SOD'u tespit edemezken, bir Cu/Zn SOD ve üç Fe-SOD izoenzim belirlenmiştir. Kendilenmiş on iki ayçiçeği hattında CAT, GPX ve Fe-SOD izoenzimleri arasında önemli ölçüde farklılık saptanmıştır.

Goldwasser ve ark. (1999) yapmış oldukları çalışmada, dayanıklı *Vicia atropurpurea* cv. Popany ve duyarlı *Vicia sativa* cv. Yovel fiğ çeşidinin *O. aegyptiaca* parazit bitkisine vermiş oldukları yanıtların biyokimyasal yapısını incelemişlerdir. Bitkiler canavar otları ile beraber su kültürü ortamında yetiştirilmiştir. Canavar otu enfeksiyonu sonucunda dayanıklı Popany çeşidinde Yovel çeşidine kıyasla fenolik bileşikler, lignin konsantrasyonu ve peroksidaz aktivitesi daha yüksek oranlarda bildirilmiştir. Her iki çeşitte de enfekte olan ve olmayan kökler arasında hidroksiprolin açısından zengin glikoproteinlerin düzeylerinde hiçbir fark tespit edilmemiştir. Canavar otu enfeksiyonu sonucunda fenilpropanoid yolağının indüksiyonunun artması sonucunda parazit ile etkileşime giren konukçu bitkide mekanik ve kimyasal savunma sisteminin gerçekleştiği belirlenmiştir.

Labrousse ve ark. (2001) yapmış oldukları çalışmada, dayanıklı olan yabancı tür ile türetilmiş ayçiçeği melezlerini (yabancı *Helianthus* × Ayçiçeği) tanımlamışlar ve oluşan direnç mekanizmalarını incelemişlerdir. Yabancı ayçiçeğinin *O. cumana* parazit bitkisine karşı direncinde önemli aşamaların belirlenmesi (çimlenme, fiksasyon, tüberkül oluşumu ve gelişme) sonrasında çeşitli gen kaynaklarını test etmişlerdir. LR1 genotipinde dayanıklılık mekanizması hücre duvarının kalınlaşması, iletim damarlarının tıkanması ve canavar otunun hücresel düzensizliği histolojik olarak tespit edilmiştir. LR1 genotipinin aksine duyarlı olan 2603 çeşidinde hiçbir reaksiyon gözlemlenmemişlerdir. *H. debilis debilis* (LR1 genotipinin yabancı ebeveyni) bitkisinde parazitin kortekse girmesine engel olan bir kapsül katmanı tespit edilmiştir. Duyarlı 2603 çeşidinin biyokütlesinde azalma tespit edilmiştir. 2603 çeşidinin biyokütlesi azalırken canavar otlarının biyokütlesinin arttığı bildirilmiştir. Dirençli genotip olan LR1 ve 92B6 bitkilerinde canavar otunun biyokütleyle etkisinin çok daha sınırlı olduğu

belirlenmiştir. $^{14}\text{CO}_2$ radyoaktif işaretleme ile konukçudan canavar otuna besin aktarımının dirençli ve duyarlı çeşitlerde farklılık gösterdiği saptanmıştır.

Sairam ve ark. (2003), ayçiçeği bitkisinde çiçeklenme öncesi ve tane dolumu safhasındaki yaprak yaşı SOD izoenzimi ve diğer antioksidan enzimlerin rolünü incelemişlerdir. Yapılan çalışmada bağıl su içeriği (BSİ) değerinin farklı yaştaki yapraklarda değişme göstermediği tespit edilmiştir. Protein içeriği, en genç yapraktan yaşlı yaprağa doğru azalırken, klorofil (Chl) ve karotenoid (Car) içeriği 7. ve 9. yapraklara kadar artmış, daha yaşlı yapraklarda ise azaldığı belirlenmiştir. Protein, Chl ve Car içeriğinin çiçeklenme öncesi tane dolumu safhasına oranla daha yüksek olduğu belirlenmiştir. SOD izoenzimleri, APX, CAT enzim aktiviteleri 9. yaprağa kadar en yüksek aktiviteyi göstermiş daha yaşlı yapraklarda aktivite azalmıştır. Tane dolum safhasında yaşlı yapraklar (13. ve 15. yapraklar) hariç SOD ve APX aktivitesi daha yüksek bulunmuştur. Toplam SOD aktivitesinin çoğunu Cu/Zn-SOD ve Mn-SOD oluştururken Fe-SOD ise oldukça düşük aktivite göstermiştir. POX aktivitesi çiçeklenme öncesi en genç yapraktan yaşlı yaprağa kadar artarken, tane dolum safhasında 13. yaprağa kadar artış tespit edilmiştir.

Pérez-de-Luque ve ark. (2005) yapmış oldukları çalışmada, bir takım dayanıklılık mekanizmalarının *Pisum sativum* ve *P. fulvum* üyelerinde mevcut olduğunu belirlenmiştir. *Pisum* ve *O. crenata* etkileşimini özel Petri kabı sisteminde ve polietilen torba ile oluşturulan ortamları kullanarak incelemişlerdir. Enfekte ve enfekte olmayan bitkilerden alınan dokularda fenolik asit içeriği ve peroksidaz aktivitesi ölçülmüştür. Canavar otu tohumlarının düşük çimlenme uyarımı, başarısız penetrasyon, tüberkül gelişiminin gecikmesi, tutunmuş tüberküllerin nekrozu gibi parazitin farklı gelişim evrelerine etki eden direnç ve kaçınma mekanizmaları tespit edilmiştir. Canavar otu enfeksiyonunun bazı *Pisum* genotiplerinde fenolik içeriğin artışı bildirilmiştir. Peroksidaz aktivitesinin dirençli genotiplerde duyarlı genotiplere oranla daha yüksek olduğunu tespit etmişlerdir. Direncin, enfeksiyonun farklı evrelerinde etkili olan birkaç mekanizmanın sonucu ortaya çıktığını ve aynı zamanda konukçu köklerindeki peroksidaz aktivitesinin artışı ile ilişkili olduğu belirlenmiştir.

Echevarría-Zomeño ve ark. (2006) yapmış oldukları çalışmada, ayçiçeği ve *O. cumana* bitkisi arasındaki etkileşimi histolojik olarak incelemişlerdir. Ayçiçeği çeşitlerindeki mevcut dayanıklılığın canavar otunun sürekli olarak yeni ırklarının ortaya çıkışı ile yok olmakta olduğunu belirtmişlerdir. Çalışmada HE-39998 (duyarlı) ve HE-39999 (dayanıklı) iki ayçiçeği ve F ırkı *O. cumana* bitkisi kullanılmıştır. Saksı ve petri denemelerinde HE-39998 çeşidinde

bitkiler ciddi şekilde etkilenecek çok sayıda çiçeklenen canavar otu çıkışı tespit edilirken, HE-39999 çeşidinde köklerde hiç tüberkül tespit edilmemiştir. HE-39999 çeşidindeki dayanıklılığı hem konukçudaki hem de parazitteki dokuların kahverengileşmesi ile ilişkilendirmişlerdir. Dayanıklı ayçiçeği bitkilerindeki hücre duvarındaki suberizasyon ve protein çapraz bağlanması, *O. cumana* bitkisinin konukçunun iletim sistemine bağlanmasına engel olduğunu belirlemişlerdir. Floresans ve konfokal lazer mikroskobu (CLM) gözlemlerinde dayanıklı bitkideki fenolik bileşiklerin birikimi ayçiçeği canavar otu etkileşimi sırasında savunma rolü oynamakta olduğu bildirilmiştir.

Letousey ve ark. (2007) yapmış oldukları çalışmada, direnç mekanizmalarını belirlemek için canavar otuna duyarlı 2603 ve dayanıklı LR1 (E ırkına karşı dayanıklı olduğu bilinen) ayçiçeği genotiplerinde erken ve geç yanıtlar moleküler, biyokimyasal ve histolojik yaklaşımlar kullanılarak incelemişlerdir. Ayçiçeğinin *O. cumana* bitkisine karşı direnci az sayıda parazitin tutunması ve konukçu dokularındaki parazitten kaynaklı nekroz ile karakterizedir. Çalışmada 11 savunmayla ilişkili genin ifadesi ve farklı metabolik yollarla ilişkili (fenil propanoidler, jasmonat, etilen) ve mikroorganizmalara karşı dayanıklılık mekanizmaları incelenmiştir. Ters transkripsiyon polimeraz zincir reaksiyonu (RT-PCR) ve cDNA blot deneyleri dayanıklı genotipin *O. cumana* parazit bitkisine duyarlı genotipe göre jasmonat (JA) ve salisilik asit (SA) metabolik yollarını içeren marker genlerini, tüm savunma yanıtlarını daha güçlü bir şekilde verdiğini göstermektedir. LR1 genotipinin direncinin SA-duyarlı gen *def.* (defensin) ile ilişkili olduğu belirlenmiştir. İzole edilen üç cDNA'nın *O. cumana* bitkisinin ilk tutunmasından 8 gün sonra dirençli genotipte kuvvetli bir şekilde indüklendiği tespit edilmiştir. Metiyonin sentaz, glutatyon S transferaz ve kinon oksidoretüktaz kodlayan bu genlerin ROT detoksifikasyonunda rol oynayabileceğini belirtilmiştir. Dirençli genotipte hücre duvarı modifikasyonlarının meydana gelmesiyle daha fazla kalloz birikimi ile kalloz sentaz cDNA *HaGSL1* gen ifadesinin yüksek düzeyde olması arasında korelasyon gösterdiği belirtilmiştir.

Anjana ve ark. (2007) yapmış oldukları çalışmada, *Alternaria helianthi*'nin neden olduğu enfeksiyona karşı duyarlı (Mordan) ve dirençli (MSH-59) ayçiçeği çeşitlerinde oluşan biyokimyasal yanıtları native-PAGE ve Northern-Blot analiz yöntemini kullanarak incelemişlerdir. *A. helianthi* ayçiçeği yapraklarında lekeye neden olan nekrotropik bir patojendir. Patojen inokülasyonundan sonra peroksidaz izoenzimleri zamana bağlı olarak uyarılarak belirginleştiği belirtilmiştir. Dirençli çeşitte üç peroksidaz izoenzimi (POX1, POX2, POX3) tespit edilmiş ve inokülasyondan 2 ve 12 saat sonra eksprese olduğu

belirlenmiştir. Duyarlı çeşitte ise POX2 24 ve 48 saat sonra exprese olurken, POX3 inokülasyondan sonra sadece 24. saatte tespit edildiği belirtilmiştir. Ancak, duyarlı çeşitte ifade yoğunluğu tüm zaman aralıklarında dirençli çeşitten daha düşük olarak gerçekleştiği bildirilmiştir. Dirençli çeşitte peroksidaz izoenzimlerinin ifade düzeyi 2 ve 12 saatte arttığı tespit edilmiştir. Peroksidaz izoenzimleri *A. Helianthi*'ye karşı savunmada yer aldığı ve direnç için önemli olduğu belirtilmiştir.

Demirbaş ve Acar (2008) yapmış oldukları çalışmada, üç farklı ayçiçeği çeşidinin (Pioneer 4223, Sanay ve Isera) canavar otu etkileşimi sırasında SOD ve POX aktivitelerini incelemiştir. SOD aktivitesi inokülasyon sonrası 7 günde kontrol bitkileri ile karşılaştırıldığında Pioneer 4223 ve Isera çeşidinde artarken, Sanay çeşidinde azaldığı tespit edilmiştir. Canavar otu dirençli Pioneer 4223 çeşidinde SOD aktivitesinin artışı ilk 5 günde POX artışı ile desteklenmiştir, direncin penetrasyon sırasında üretilen ROT detoksifikasyonu ile meydana geldiğini belirtilmiştir. Isera çeşidinde ise SOD aktivitesinin artışı POX ile desteklenmemektedir ve bu durumun duyarlılığa neden olabileceği belirtilmiştir. POX aktivitesinin Sanay çeşidinde kontrol bitkileri ile karşılaştırıldığında ilk 7 gün boyunca artışı belirtilmiştir. SOD ve POX aktivitelerinin tüm günlerde Sanay çeşidinde istatistiki olarak önemli bir değişiklik göstermediği tespit edilmiştir.

Fernández-Ocaña ve ark. (2011) yapmış oldukları çalışmada, HA89 çeşidi ayçiçeğinde *Plasmopara halstedii* enfeksiyonu sırasında farklı sıcaklık ve mekanik yaralanma yaparak fidelerin kök, hipokotil ve kodiletonlarında daha önce CuZn-SOD olarak bildirilen iki yeni Mn-SOD izoenziminde meydana gelen değişimleri belirlenmiştir. Her iki CuZn-SOD'un Mn-SOD'lardan 1000 kat daha yüksek ifadeye sahip olduğunu, *Mn-SOD I* gen ifadesinin de *Mn-SOD II*'den yaklaşık olarak 12 kat daha fazla olduğu bildirilmiştir. *Mn-SOD I*'in düşük sıcaklık gibi belirgin bir oksidatif stres söz konusu olmadığında bile biyotik ve abiyotik strese karşı önemli yanıtlar oluşturduğu saptanmıştır. Bu nedenle, mitokondriyal *Mn-SOD I* geninin potansiyel olarak oluşabilecek oksidatif hasarı önlemek için olumsuz koşulların erken bir algılayıcısı olarak görev görebileceği önerilmiştir.

Rodríguez-Ojeda ve ark. (2014)'nın çalışmasında, ayçiçeğinde parazit olan *O. cumana* bitkisinin direnç mekanizmaları ve kalıtım biçimleri incelenmiştir. Bu çalışmada sarı renkte fenotipe sahip olan *O. cumana* türünün, doğal bir mutantında pigment yokluğu incelenmiştir. Birinci aşamada pigmenti olmayan *O. cumana* ile normal pigmentlere sahip popülasyonlardan, kendileme yöntemi ile hatlar elde edilmiştir. Her iki hattın bitkilerini

çaprazlayarak F₁, F₂ ve F₃ nesilleri elde edilmiştir. Sonuç olarak pigmentasyonun kısmen dominant bir alel tarafından tek bir lokusta kontrol edildiği tespit edilmiştir. İkinci olarak ise pigment içermeyen mutant türleri çaprazlayarak potansiyelleri değerlendirmek için kullanılmıştır. Çaprazlama öncesi pigment sahibi olamayan F₁ oranı yaklaşık olarak saksıda %21,5 ve tarla denemesinde %28,8 olarak hesaplanmıştır. Sonuç olarak bu türlerin kendi kendine tozlanmadıklarını tespit etmişlerdir. Üçüncü olarak birkaç nesil kendine tozlaşma ile geliştirilen E ve F *O. cumana* ırklarından gelen hatların melezlenmesi incelenmiştir. F₁ ve F₃ nesilleri E ırkına karşı *Or5* direnç genini taşıyan P-1380 ayçiçeği hattında denenmiştir. Sonuç olarak E virulence ırkı ve F virulence ırkı alellik olduğu ve tek bir lokus tarafından kontrol edildiği tespit edilmiştir. Bu durumun ayçiçeği *O. cumana* etkileşiminde gen için gen teorisini doğruladığı öne sürülmüştür.

Louarn ve ark. (2016) tarafından yapılan çalışmada, HA89 ve LR1 ayçiçeği hattının çaprazlamasından türetilen rekombinant kendilenmiş ayçiçeği hattı olan 101 (F₈) çeşidinden meydana gelen hatlar kullanılmıştır. Rekombinant kendilenmiş hattın F ırkına karşı direncini karakterize etmek için rizotron, saksı ve tarla denemesi yapılmıştır. İletim sistemine bağlantı sonrası için üç aşama vardır (i) parazitin ayçiçeği köküne erken bağlanması, (ii), erken tüberkül oluşumu ve (iii) gövde çıkışı. Saksı denemesinde rekombinant kendilenmiş hattın erken tüberkül gelişim evresinde G ırkına karşı direnç gösterdiği belirlenmiştir. Her ırk için farklı QTL haritaları (İspanya’da F ve Türkiye’den G ırkı) üç canavar otu gelişim evresinde tespit edilmiştir. Sonuç olarak, ayçiçeği ıslahında *O. cumana* enfeksiyonunu kontrol eden birkaç kantitatif direnç mekanizmasının varlığı ortaya konulmuştur.

Brahmi ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, nohut tohumlarını gama ışınına (150 Gy) maruz bırakarak mutasyon oluşumu ve canavar otlarının nohut fidelerinin köklerindeki gelişim evrelerini inceleyerek radyasyon mutasyonu ile direnç mekanizmaları arasındaki ilişki belirlenmiştir. Sera koşullarında çoğalttıkları nohut tohumlarının canavar otuna (*O. foetida*) dirençli olan mutantların köklerdeki canavar otu tutunma sayısı belirlenmiştir. Direnç göstermeyen bitkilerin sürgünlerinde yüksek seviyede gelişim bozukluklarının olduğu tespit edilmiştir. Sonuç olarak radyasyona maruz kalmayan kontrol bitkileriyle, maruz kalan bitkiler karşılaştırıldığında, direnç gösteren bitkilerde canavar otu bitkisinin tohumlarının çimlenmesi için gerekli olan kök salgılarının aktivitesinde 2-3 katlık bir azalma olduğu gözlenmiştir. Dirençli bitkiler enfekte edildiklerinde yüksek seviyede çözünür fenolik madde, fenilalanin amonyak liyaz aktivitesi, guaiakol peroksidaz aktivitesi, polifenol oksidaz aktivitesi, glutatyon ve yüksek askorbat peroksidaz gen ifadesinin meydana

geldiği saptanmıştır. Sonuç olarak radyasyona maruz kalan nohut bitkilerinde direncin artışı, bu durumun nohut bitkilerinin kök salgılarındaki değişiklik, kök hücrelerindeki oksidatif hasarın giderilmesi ve hücre duvarının değişmesiyle meydana geldiği saptanmıştır.

Şestacova ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, dirençli (MS-2161A), toleranslı (MS-2039A) ve duyarlı (MS-2098A, MS-2091A, MS-2077A, MS-2067A ve MS-1589A) yedi ayçiçeği hattında üç canavar otu popülasyonu (Tulcea, Romanya; Sorocea ve Anenii Noi, Moldova Cumhuriyeti) ile ekimden 90 gün sonra oluşturulan enfeksiyonda savunma ile ilişkili *NPR1* (SAR düzenleyicisi), *PAL* (fenilalanin amonyum-liyaz), *defensin* (jasmonik asit yanıt geni) ve *PR5* (salisilik asit yanıt geni) genlerinin transkripsiyon seviyesi incelenmiştir. Belirtilen genlerin dirençli genotiplerinin daha yüksek kararlılık ile nitelendirildiği ortaya konulmuştur. Tulcea ve Sorocea bölgelerinden gelen canavar otu popülasyonlarının Anenii Noi'deki popülasyona oranla daha agresif olduğu tespit edilmiştir. Ayrıca çalışmada, Anenii Noi canavar otu popülasyonuna MS-2161A ve MS-2039A genotiplerinin dirençli olduğu belirtilmiştir. MS-2161A genotipinin Sorocea bölgesinden toplanan canavar otuna daha fazla tolerans gösterdiği belirlenmiştir. Enfeksiyonlu bitkilerde *PR5* ve *defensin* genlerinin ifadesinin kontrole göre önemli seviyede artış olduğu, enfeksiyonun ileri safhalarında bu genlerin savunma yanıtına katıldığı, *NPR1* ve *PAL* genlerinin ise enfeksiyonun erken döneminde yanıt oluşturduğu belirlenmiştir. Bununla beraber, canavar otuna dirençli ayçiçeği genotiplerinde *PAL* ve *defensin* genlerinin *PR5* geninin ifadesini düzenlediği ortaya konulmuştur.

Yang ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, duyarlı ayçiçeği tohumları farklı konsantrasyonlarda (0, 0.5 ve 1 mM) 6 saat boyunca SA ile inkübe edildikten sonra 1:1 oranında 0,5 kg torf ve vermikülit içeren saklılarda 200 mg *O. cumana* tohumuyla ekilmiş ve 4 hafta boyunca çalışma devam ettirilmiştir. *O. cumana* enfeksiyonlu bitki biyokütlesinde ve içsel SA düzeyinde azalma olduğu *pal* ve *chs* gen ifadelerinde sırasıyla %55 ve %56 oranında azalma olduğu, *NPR1* geninin ifadesinde bir değişim olmadığı saptanmıştır. *O. cumana* enfeksiyonu sırasında ROT üretimi, antioksidan enzimlerin aktiviteleri, fenolik bileşikler ve lignin içeriğini arttığı belirlenmiştir. 1 mM SA ön uygulamasına bırakılan tohumlardan gelişen fidelerin boy, yaş ve kuru ağırlık değerlerinin sırasıyla %10, %13 ve %26 oranında artışa gözlenirken *O. cumana* bitkilerinin sayısında ve biyokütlesinde azalmaya neden olduğu belirlenmiştir. 1 mM SA ile muamele edilen ayçiçeği bitkilerinde H₂O₂ içeriğindeki %14 oranında artışın APX ve CAT enzimlerinin aktivitesinde meydana gelen azalmadan kaynaklandığı belirtilmektedir. SA ile muamele edilen ayçiçeği bitkilerinde, 4 hafta boyunca

O. cumana bitkisi ile inokülasyonu sonucunda patojenezle ilgili *PR3* (kitinaz) ve *PR12* (defensin) genlerinin ifadesi artmış ve SA seviyesinin konsantrasyon artışına bağlı olarak yükseldiği sistemik edinilmiş direncin indüklendiği gösterilmiştir. Aşırı duyarlı yanıt (HR) geni *hsr*'nin ifadesinin dışarıdan SA uygulanması ile uyarıldığı belirlenmiştir.

Mabrouk ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, sera koşulları altında *Rhizobium* suşu olan PchAZM'nin nohut bitkilerinde *O. foetida* tarafından enfeksiyon oluşumunu azaltma kapasitesi incelenmiş ve *Rhizobium* bakterisinin canavar otuna karşı nohutun savunma yanıtı üzerine olan etkileri değerlendirilmiştir. Büyüme odasında petri kabı ile yapılan denemede nohut köklerindeki *Rhizobium* enfeksiyonunun canavar otunun çimlenmesini azalttığı, parazitin konukçuya tutunmasını, tüberkül oluşumunu ve gelişimini azalttığı belirlenmiştir. Saksı deneylerinde *Rhizobium* olan köklerde canavar otu enfeksiyonunun %90 oranında azalma göstermiş olduğu belirtilmiştir. Canavar otu nekrozisi, petri kabı ve saksı denemelerinde nohut bitkisine parazit tutunmadan önce ve sonra gözlemlenmiştir. Enfeksiyonun azalması, fenilalanin amonyak liyaz (PAL) ve POX enzim düzeylerinin yükselmesine neden olmuştur. Canavar otu varlığında *Rhizobium* ile aşılanmış bitkilerin köklerinde fenolik madde içeriği artmıştır. Araştırmacılar tarafından, nohut fidelerinin *O. foetida* bitkisine karşı korunmasında *Rhizobium* bakterilerinin yardımcı olabileceği öne sürülmüştür.

Akhtouch ve ark. (2016) tarafından yapılan çalışmada, K-96 ayçiçeği hattında F ırkı canavar otuna karşı direnç mekanizmasının kalıtımı ve direnç genlerinin marker destekli haritalanması için potansiyel QTL değeri belirlenmiştir. K-96 hattı ile P-96 hattı çaprazlanarak F₁ hattı elde edilmiş ve bu hatlardan kendileme yapılarak F₂ jenerasyonu canavar otu direnci için değerlendirilecek yeni hatlar elde edilmiştir. P-21 hattı ile K-96 hattı çaprazlanarak F₁ bitkileri elde edilmiş ve iki F₂ hattından kendileme yapılarak F₃ jenerasyonu canavar otu direnci için değerlendirilecek yeni hatlar elde edilmiştir. Canavar otunun direnci hassas P-21 ve dirençli P-96 hatlarının çaprazlanması ile belirlenmiştir. P-21 ile yapılan çaprazlamalar dominant-resesif epistatik etkileşimin iki lokus tarafından kontrol edildiğini göstermiştir. Bitkilerde boydan kaynaklanan farklılıklar tespit edilmiş ve canavar otu bitkisinin tutunmadığı F₂ popülasyonlarında bitki boylarının ölçümü yapılmıştır. LG (bağlantı grupları) 2, 3, 4, 5 ve 6'daki beş QTL, canavar otuna direnç özellikleriyle ilişkilendirilmiş ve LG 4 ve 5'in bitki boyu ile ilişkili olup bu durumun canavar otu direncine karşı pleiotropik bir etkisi olduğu saptanmıştır. Ayrıca, K-96 ve P-96 hatlarının canavar otu direncine az etki

yapan tamamlayıcı QTL'e sahip olduğu sonucuna varılmıştır. Bu nedenle ilgili hatların marker destekli haritalama programları için iyi bir gen kaynağı olacağı düşünülmüştür.

Chen ve ark. (2016)'nın çalışmasında, toprak kökenli antagonistik mikroorganizmaların *O. cumana* üzerindeki etkisi incelenmiştir. Sonuçlar *Streptomyces enissocaesilis* kültür filtratının hem saksıda tohum çimlenmesine hem de petri kaplarında birlikte kültüre alınmasında sırasıyla %50 ve %40 oranında kontrol grubuna kıyasla *O. cumana* tohumlarında çimlenmeyi önemli ölçüde azalttığını göstermiştir. Saksı denemesinde *S. enissocaesilis* uygulamasından 130 gün sonra toprak üstündeki *O. cumana* sayısı ve tüberkül sayısı %47,5 oranında azaldığı saptanmıştır. *S. enissocaesilis* uygulamasının ayçiçeği köklerindeki polifenol oksidaz (PPO) aktivitesini artırdığı, bu durumun bitki rizosferinde bulunan yararlı florayı geliştirdiği tespit edilmiştir. Toprakten elde edilen antagonistik mikroorganizmaların, *O. cumana* bitkisinin kontrolü için kullanılabilir olduğu sonucuna varılmıştır.

Darvishzadeh (2016) yapmış olduğu çalışmada, 89 tütün genotipi iki yıl boyunca canavar otuna (*O. aegyptiaca*) karşı direnç bakımından değerlendirilmiştir. Yetiştirme süresince genotipler 0,06 g canavar otu içeren ve içermeyen koşullar altında saksılara ekilmiştir. İki yılın ortalama verileri dikkate alındığında canavar otu tohumu içermeyen saksılarda enfeksiyon gözlenmediği ifade edilirken canavar otu içeren saksılarda genotiplerin çoğunluğunda canavar otu enfeksiyonu gözlemlendiği belirtilmiştir. TB 22 ve Kramograd NHH 659 genotiplerinde canavar otu enfeksiyonunun gözlenmediği ifade edilmiştir. 26 basit dizi tekrarı (SSR) lokusunun kullanıldığı çalışmada, olası SSR lokus çiftlerinin %7,08'nin anlamlı düzeyde bağlantı dengesizliği gösterdiği tespit edilmiştir ($P < 0,01$). Bu çalışma sonucunda, tütün referans haritasının 2, 10, 11 ve 18 numaralı bağlantı gruplarından 5 SSR lokusu, tütünde canavar otu direncini kontrol eden gen(ler)e bağlı DNA markerları olarak tanımlanmıştır.

Honiges ve ark. (2016) tarafından yapılan çalışmada, farklı ayçiçeği hatlarının kök salgılarında canavar otu tohumlarının çimlenmesini baskılayan direnç faktörleri incelenmiştir. Kök salgılarının enstrümantal analizinde benzoik asit varlığı tespit edilmiştir. *Orobancha* tohum çimlenme inhibitörleri olarak bilinen kumarik asit, sinamik asit, ferulik asit türevlerinin bulunmadığı belirtilmiştir.

Ortiz-Bustos ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, UV ışınımlı çok renkli floresan görüntüleme (MCFI) sistemi ilk defa sağlıklı ve *O. cumana* ile enfekte olmuş

ayçiçeği bitkilerinde kullanılmıştır. Bu çalışmada 680 nm (kırmızı, F680) ve 740 nm (uzak-kırmızı, F740) yakın dalga boyuna sahip spektral banttaki iki farklı dalga boyundaki ışığın bitkilerin klorofil a pigmenti tarafından yayılan floresansı hakkında bilgiyi literatüre kazandırmıştır. Floresans modellerini büyümenin ikinci ve beşinci haftaları arasında ilk dört yaprak çifti (LP) karşılaştırılarak yaprak yüzeyinde bitki boyunca ilerlemesi analiz edilmiştir. Sağlıklı ayçiçeği yaprak çiftlerinde enfekte olmuş bitkilere göre, 3 veya 4 gün gecikmeli olarak benzer floresansa sahip oldukları belirlenmiştir. Bu durum, kırmızı ve uzak kırmızı floresan ışığının yaprağın gelişim evresine göre değiştiğini göstermektedir. Benzer deneme koşullarında *O. cumana* parazit bitkisinin yer altı gelişim aşamaları ayçiçeğinde enfeksiyon göstergesi olarak F680 ve F740'ın kullanımı değerlendirilmiştir. F680 ve F740'daki erken artışlar (aynı zamanda F680/F740 değerindeki azalmalar) ayçiçeği bitkisinin *O. cumana* tarafından enfeksiyona uğradığı zaman tespit edilmiştir. Klorofil içeriği ölçümleri MCFI sonuçlarını desteklemekle birlikte enfekte olmuş bitkilerle sağlıklı bitkileri ayırmada hassasiyetinin düşük olduğu belirlenmiştir. Ayçiçeği bitkilerindeki enfeksiyonun, çalışma sonunda köklerde bulunan canavar otu nodüllerinin varlığı ile ilişkili olduğu saptanmıştır. Bu çalışmayla, ayçiçeğinde *O. cumana* enfeksiyonunun erken tespiti için MCFI sisteminin potansiyeli ortaya konmuş ve bu tekniğin ayçiçeği ıslah programlarında erken fenotipleme çalışmalarında kullanılabileceği vurgulanmıştır.

Rubiales ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, altı bakla (cv. Baraca, cv. Prothabon, ILB4347, ILB4350, ILB4351 ve VFM26) çeşidi ve altı canavar otu popülasyonu kullanılmıştır. Bakla bitkisini en çok etkileyen canavar otu türü *O. crenata* olmakla birlikte *O. foetida* ve *P. aegyptiaca* türleri de etkili olabildiği belirtilmiştir. Rizotron çalışmaları, bakla bitkisinin etkili türlere karşı (*O. crenata*, *O. foetida* var. *broteri*, *P. aegyptiaca*, *P. ramosa*, *O. foetida* var. *foetida*) direnç unsurlarının ayırt edilmesine olanak sağlamıştır. Sonuçlara göre bazı bakla bitkilerinin canavar otuna karşı direncinin daha az olduğu tespit edilmiş ve bu durum da bitki başına düşen tüberkül sayısının azalması ile ilişkilendirilmiştir. Orta derecede dirençli olan Baraca çeşidi, incelenen tüm canavar otu popülasyonlarına karşı dirençli olup farklı ülke denemelerinde Baraca çeşidinin dirençli olduğunun teyit edildiği görülmüştür. Tohum çimlenmesinin az olarak başlaması *O. foetida* var. *Foetida*'ya karşı dirençte önemli bir rol oynamıştır. Ancak ne *P. ramosa* bitkisinde nede etkili türlerden olan *O. crenata*, *O. foetida* var. *broteri* veya *P. aegyptiaca* bitkilerine karşı direnç sağlamamıştır. Çimlenmiş tohumların büyüyen kökçüklerinin negatif tropizmasından uzakta olan bakla kökleri uygun olmayan her iki tür için işaretlenmiş ancak etkili olan türlerden hiçbiri gözlemlenmemiştir.

Ayrıca, bakla ile başarılı temas kuran kökçüklerden bazıları nekrotik hale gelerek tüberkül oluşumuna engel olduğu gözlemlenmiş ve bu durumun her iki uygunsuz tür için sıklıkla görüldüğü belirtilmiştir. Bu gibi nekrozlar, dirençli bakla kökçükleri için anlamlıdır, çünkü böylece hangi bakla çeşidinin direnç gösterip göstermediği tespit edilebilir. Nekrozlar *O. crenata* popülasyonu ve bazı Suriye'deki *O. crenata* ve *P. romosa* türleri içinde önem göstermektedir. Bazı durumlarda canavar otu tüberkülleri dahi nekrotik hale gelebilir, özellikle İspanya'dan toplanmış *O. crenata* ve *P. aegyptica* popülasyonuna dayanıklı bakla bitkilerinin bulunduğu durumlarda bu gerçekleşebilir. Ancak, ilginç bir şekilde Suriye *O. crenata* popülasyonunda veya *O. foetida* var. *broteri* popülasyonunda bu durumun meydana gelmediği belirtilmiştir. Rizotron sistemlerinin bakla ıslahında, direnç mekanizmalarının tanımlanması için kullanabileceği düşünülmektedir.

İmerovski ve ark. (2016) yapmış oldukları çalışmada, canavar otunun F ırkı ve F ırkından farklı ırklarına karşı, yeni bir direnç geninin genetik analizi ve haritalandırılması yapılmıştır. Canavar otu ırklarındaki genetik kompozisyonunda sürekli değişimlerin meydana gelmesi, F ırkı gibi yeni ırkların ortaya çıkmasını ve hali hazırda bitkilerde bulunan mevcut direnç genlerinin, canavar otuna karşı dirençte yetersiz kaldığı belirtilmiştir. Kendilenmiş ABVL-8 hattı ile hassas L-OS-1 arasındaki çaprazlanma ile elde edilen F₁ bitkileri ve F_{2:3} bitkileri canavar otuna karşı direnç bakımından çalışılmıştır. Sonuçlar, F₁ bitkilerinin hassas olduğu ancak resesif bir direnç geninin bulunduğu işaret etmektedir. F₂ ve F₃ bitkilerinde direnç ayrımı tek gen Mendel oranından belirgin bir şekilde sapmıştır. Marker analizi sonucunda polimorfizm sadece LG3 geninde ortaya çıkarken, muhtemelen bu bölgedeki tek genin direnç meydana getirdiğini ortaya koymaktadır. *orab-vl-8* olarak isimlendirilen bu genin en yakın marker geni olan ORS683 geni olabileceği ve aralarındaki genetik uzaklığın 1,5 santimorgan olduğu belirtilmiştir.

Karimmojeni ve ark. (2017) yapmış oldukları çalışmada, domatese silisyum (Si) besin elementi uygulayarak canavar otuna karşı vermiş olduğu yanıtları incelemişlerdir. Çalışmada, Varamin (hassas) ve Comodoro (dirençli) domates çeşitleri ve *P. aegyptiaca* tohumları kullanılmıştır. Ekimden iki hafta sonra bitkilere 0, 1,1 ve 1,7 mM çözünebilir formda K₂SiO₃ besin çözeltisi verilmiştir. Si konsantrasyonunun oranına göre her iki çeşitte de tüberkül sayıları, canavar otu enfeksiyonu, kök ve gövde kuru ağırlıkları önemli derecede azalmıştır. 1,7 mM Si uygulaması daha düşük konsantrasyon uygulamaları ve kontrol bitkileri ile karşılaştırıldığında canavar otunun vermiş olduğu hasar seviyesinin azaldığı belirtilmiştir. Canavar otu ile enfekte olan dirençli çeşidin köklerinde POX ve CAT aktivitesinde belirgin

bir artışa neden olduğu ve bu durumun bitkinin direnci ve gelişimini olumlu yönde etkilediği belirtilmiştir.

Iasur Kruh ve ark (2017) yapmış oldukları çalışmada, *P. aegyptiaca* ve konukçusu domates ile arasında oluşan bakteriyel etkileşimler incelenmiştir. Parazit bitkideki endofitik bakteriler belirlenmiş, konukçu kökünde de değişikliklerin olduğu tespit edilmiştir. Canavar otu konukçusu ile vasküler bağlantı oluştuğunda her iki bitkide çeşitli maddelerin değişimi ve iç dokularında bulunan endofitik mikroorganizmaların değişimi gerçekleşir. İki bitki arasında etkileşim gerçekleşmeden önce canavar otu ve domates bitkilerinin endofitik bakterileri anlamlı derecede farklı olduğu tespit edilmiştir. Ancak tutunma gerçekleştikten sonra parazit ve konukçusu arasında önemli bir fark gözlemlenmemiştir. *P. aegyptiaca* endofitik bakteri bileşimi, parazit yaşam döngüsünün farklı gelişim evrelerinde gram negatiften, gram pozitif bakterilere doğru bir değişim göstermiştir. Hem konukçu bitkiden hem de parazit bitkiden bakterilerin işlevlerini tanımlamak için, bakteriler izole edilmiş ve yapılan karakterizasyona göre domates köklerinden kaynaklanan bir *Pseudomonas* suşu *PhelS10*, *P. aegyptiaca* bitkisinin tohum çimlenmesinin yaklaşık %80'ini bastırmış ve *P. aegyptiaca* bitkisinin domates bitkisine tutunmasını önemli ölçüde azalttığı belirtilmiştir. Bu çalışmada, parazitik yabancı ot kontrolü için endofitik bakterilerden yararlanılabileceği vurgulanmıştır.

Demirbaş ve Acar (2017) yapmış oldukları çalışmada, *Arabidopsis thaliana* bitkisinin *Phelipanche ramosa* biyotik stresi altında iken tuzluluk stresinin büyüme parametreleri üzerine etkileri ve antioksidan enzimlerin aktiviteleri üzerine olan etkisi araştırılmıştır. *P. ramosa* enfeksiyonu sonucunda, *A. thaliana* bitkisinin kök uzunluğu ve kuru ağırlığı azaldığı, tuz stresinden sonra, *P. ramosa* ile enfekte *A. thaliana* bitkilerinde yaş ağırlığının azaldığı, tuz stresi uygulamasının enfekte olmuş bitkilerin chl a/b oranını değiştirmedeği halde, karotenoid ve toplam klorofil içeriğinde önemli bir azalma meydana getirdiği saptanmıştır. *A. thaliana* bitkisine *P. ramosa* enfeksiyonu sırasında POX ve APX aktiviteleri artmış, enfeksiyon altındaki bitkilere dışarıdan NaCl uygulaması ile lipid peroksidasyon düzeyinde azalma olduğu, bu azalmanın sebebinin SOD, POX, GR, CAT ve APX aktivitelerindeki artış olduğu ortaya konmuştur. Bu enzimlerin aktivitesinde meydana gelen artışa rağmen chl a/b ve toplam chl içeriğinde azalma meydana gelmiştir. *A. thaliana* bitkisine NaCl uygulaması ile *P. ramosa* enfeksiyonuna karşı antioksidan savunma sisteminin tetiklendiğinin ilk kez bu çalışma ile ortaya konulduğu ifade edilmiştir.

Ye ve ark. (2017) yapmış oldukları çalışmada, *O. cumana* ve *Phelipanche aegyptiaca* bitkilerinin çimlenme öncesi, ön bekleme (stratifikasyon) ihtiyaçları araştırılmıştır. Ön bekleme (stratifikasyon) olmaksızın ayçiçeği canavar otu ve mısırlı canavar otu tohumlarının uyarıcılara ihmal edilebilir çimlenme tepkileri olduğu, canavar otu tohumlarının çimlenme oranları 4-10 günlük bir ön bekleme (stratifikasyon) sonucunda maksimuma eriştiği belirlenmiştir. Daha uzun bekleme süresinin çimlenme oranlarında düşüşe neden olduğu gözlenmiştir. Giberellik asit (GA₃) ayçiçeği canavar otu ve mısırlı canavar otu tohumlarının dormansisini kırmakla kalmayıp, bu tohumların çimlenme potansiyellerini, 21 günlük ön beklemeden (stratifikasyon) sonra bile devam ettirmiştir. Ayrıca, 100 µM GA₃ uygulamasının mısırlı canavar otu tohumlarının çimlenmesine neden olduğu, bunun yanında GR24 (%76.8), strigol (%76.1), tütün kök salgıları (%49.5), dehydrocostus lactones (DCL, %39.2), ve mısır kök salgılarının (%18)'de çimlenmeyi teşvik ettiği saptanmıştır. Buna karşılık, GA₃ doğrudan ayçiçeği canavar otu tohumlarının çimlenmesine neden olmamıştır.

Yang ve ark. (2017) tarafından yapılan çalışmada, dirençli JY207 ve duyarlı TK0409 ayçiçeği çeşitleri ile canavar otu etkileşimi proteomik olarak incelenmiştir. iTRAQ analizi kullanılarak her iki çeşitten 3500'den fazla protein tanımlanmıştır. Her iki çeşitte genel işlevler, translasyon sonrası modifikasyon, enerji üretimi ve dönüşümü, karbonhidrat taşınımı ve metabolizması, sinyal iletimi ile ilişkin uyarılan proteinleri en çok temsil eden gruplar olduğu belirtilmiştir. Dirençli olan ayçiçeği çeşidi olan JY207'de inokülasyondan sonra parazitlerin tanınması, patojenezle ilişkili proteinlerin birikmesi, ligninin biyosentezi ve toksik metabolitlerin detoksifikasyonu ile ilişkin proteinler savunma ile ilgili olduğunu göstermiştir. Duyarlı olan ayçiçeği çeşidi olan TK0409'da inokülasyondan sonra oksin, giberellin, brassinostreoid ve etilen dahil olmak üzere bitki büyüme düzenleyicilerinin biyosentezi ve sinyalleşmesinde görev alan proteinlerin bolluğu hassaslık ile ilişkilendirildiği belirtilmiştir. Her iki çeşitte inokülasyon sonucu köklerde SOD, POX, CAT, APX ve GR antioksidan enzimlerinin aktivitelerinde önemli ölçüde artışın olduğunu tespit edilmiştir. POX ve APX enzimlerinin aktivitesinin artışı her iki çeşitte de aynı oranda artarken, TK0409 çeşidinde SOD aktivitesinin artışı, JY207 çeşidinde ise CAT ve GR aktivitelerinin artışının daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Lignin içeriği kontrol gruplarına kıyasla JY207 ve TK0409 çeşitlerinin köklerinde sırasıyla %40 ve %23 oranında artışı tespit edilmiştir.

Cochavi ve ark (2017) yapmış oldukları çalışmada, *O. cumana* parazit bitkisinin erken tespiti için hiperspektral okumalar ve kısmi en küçük kareler regresyonu (PLS-R) birleştirilmiştir. Bu sayede kısa dalga kızıl ötesi (WIS-SWIR) hiperspektral araçların

kullanılarak fizyolojik deęişimlerin hızlı, basit ve ucuz olarak tespit edilmesinin kolaylaştığı belirtilmiştir. Duyarlı (D. Y. 3) ve dirençli (Emek 3) ayçiçeęi çeşitlerine 15 mg kg⁻¹ *O. cumana* tohumu topraęa ekilmiştir. Bitkiler haftada bir fizyolojik ve yapısal deęişiklerin tespiti için incelenmiştir. Enfekte ve enfekte olmayan ayçiçekleri ile parazitin erken gelişim evresindeki önemli farklar yakın ve kısa dalga kızılötesi ışıık kullanılarak tespit edilmiştir. Fizyolojik ölçümlerde *O. cumana* çiçeklenene kadar uygulamalar arasında önemli bir fark tespit edilmemiştir. *O. cumana* parazitinin erken gelişim evresinde çeşitli makro ve mikro besin elementlerinin seviyesinde bir düşüş meydana gelmiştir. Yaprakların enine kesiti incelendiğinde, bitkilerde farklı besin elementlerinin içerięinin bir sonucu olarak aralıklı mezofil tabakası tespit edilmiş ve bununda *O. cumana* enfeksiyonunun bir sonucu olduęu belirtilmiştir. Çalışmada kısa dalga kızıl ötesi (WIS-SWIR) hiperspektral araçları ile en küçük kareler regresyonu (PLS-R) kullanımı ile ayçiçeęi bitkilerinin enfeksiyonu ile çeşitli besin seviyeleri arasındaki korelasyonun önemli olduęu tespit edilmiştir.

Ortiz-Bustos ve ark. (2017) yapmış oldukları çalışmada, *O. cumana* parazit bitkisinin ayçiçeęi üzerindeki etkisi, canavar otunun toprak yüzeyine çıkması ile ortaya çıksa da enfeksiyonun ekimden sonra erken dönemde meydana geldięi ve konukçu bitkinin fizyolojisini deęiştirmeye başladığı belirtilmiştir. Mavi-yeşil floresans (BGF) ve termal görüntüleme, bitkilerdeki fizyolojik bozukluklara duyarlı olduklarından dolayı enfeksiyonların bitkiye zarar vermeden izlenmesine olanak tanır. Toprak altı parazit gelişimi sırasında BGF ve termal görüntüleme ile ayçiçeęi yaprakları analiz edilmiştir. BGF emisyonundaki artışlar, gelişmekte olan sağlıklı ayçiçeklerinin yaprak çiftlerinde gözleendięi belirtilmiştir. Enfekte olan bitkilerde BGF emisyonu düşük olarak tespit edilmiş ve düşük pigment konsantrasyonu ile düşük sekonder metabolit içerięi belirlenmiştir. İnoküle olmuş ayçiçeęi bitkilerinde parazit ile uyarılmış stoma kapanması ve bunun sonucunda transpirasyonun azalması ile yapraklarda sıcaklık artışı tespit edilmiştir. Her iki tekniğin *O. cumana* parazit bitkisinin ayçiçeęinin fizyolojisini deęiştirdięi süreçleri deęerlendirmek için deęerli yaklaşımlar olduęu belirtilmiştir.

Liu ve ark. (2017), ayçiçeęinde büyük verim kayıplarına neden olan *Sclerotinia sclerotiorum* (nekrotik fungal bir patojen) patojeninin 72 (0, 12, 24, 36, 48 60 ve 72 saat noktaları temel alınmış) saat boyunca dirençli Fengkuiza ve duyarlı 7101 ayçiçeęi çeşidindeki fizyolojik ve biyokimyasal yanıtlar incelenmiştir. *S. sclerotiorum* enfeksiyonu sonucunda fenilalin amonyak liyaz (PAL) aktivitesi dayanıklı ve duyarlı çeşitte önce artış daha sonra azalış göstermiştir. 12, 24, 48 ve 72 saat periyodlarında POX aktivitesi Fengkuiza çeşidinde

7101 çeşidine oranla daha yüksek belirlenmiştir. Her iki çeşitte de CAT aktivitesi enfeksiyonun ilk 48 saatinde artış göstermiştir. Ancak Fengkuiza çeşidinde 48 saate kadar artış göstermesine karşın aktivitenin azaldığı belirlenmiştir. Her iki çeşitte de *S. sclerotiorum* inokülasyonu sonrasında SOD aktivitesi tetiklenmiştir. Bununla birlikte Fengkuiza çeşidinde 7101 çeşidine oranla artış dramatik olarak daha yüksektir. İlk 12 saat sonucunda Fengkuiza çeşidinde 0. saate oranla SOD aktivitesi yaklaşık olarak iki kat olarak arttığı belirlenmiştir. Her iki çeşitte de *S. sclerotiorum* enfeksiyonu ile hücre membranı hasarını gösteren göreceli elektrik iletkenliğinde (REC) artış meydana gelmiştir. SA ve ABA düzeylerinin *S. sclerotiorum* enfeksiyonu ile yükseldiği belirtilmiştir. Enfeksiyon sonucunda toplam protein içeriği, karbonhidrat ve klorojenik asit seviyeleri Fengkuiza çeşidinin yapraklarında artış gösterirken 7101 çeşidinde azalma meydana gelmiştir. Bu parametreler ile direnç arasında pozitif bir korelasyon olduğunu tespit etmişlerdir. Ayrıca, MDA seviyesi ile *S. sclerotiorum* karşı ayçiçeği bitkisinin direnci arasında negatif korelasyon olduğu tespit edilmiştir.

Bilgen ve ark. (2008)'nin çalışmasında yüksek oleik asit içeriğine sahip ayçiçeği hibritlerinde SSR belirteci 246 bç (baz çifti) ve INDEL belirteci 870 bç büyüklüğünde bantlar olduğu gözlenmiştir. Ayrıca 250 kendilenmiş ayçiçeği hattında canavar otu direncinin belirlenmesi için SCAR (sekansı karakterize edilmiş çoğaltılmış bölgeler) ve SSR belirteçleri kullanılmıştır. SCAR belirteçleri (RTS28, RTS29, RTS40 ve RTS41) ve SSR belirteçlerinin (ORS1036 ve ORS 1040) *Or5* geni ile bağlantılı olduğu bildirilmiştir. *Or5* geni canavar otunun beş ırkına (A-E) karşı direnç sağlamaktadır. SCAR ve SSR analizlerine göre, incelenen kendilenmiş ayçiçeği hatlarının A-E ırklarına karşı dirençli oldukları belirlenmiştir.

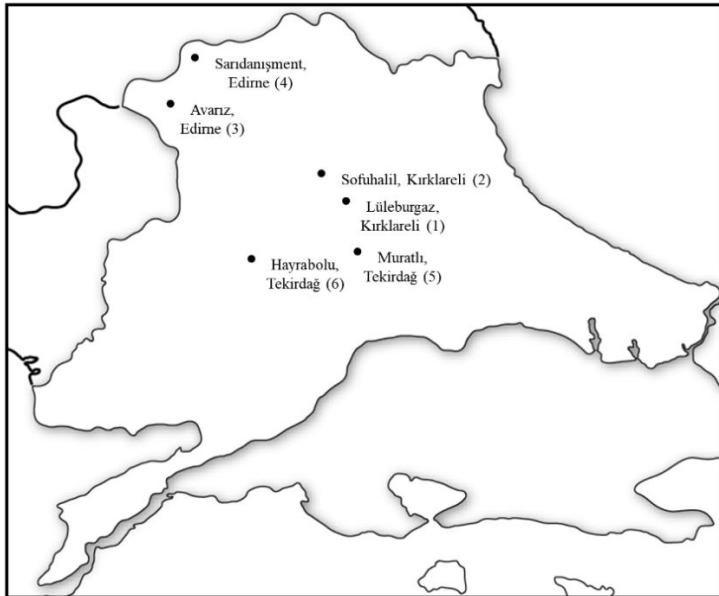
3. MATERYAL METOD

3.1. Bitkisel Materyal

Bu tez çalışmasında *Orobancha cumana* Wallr. bitkisine ait tohumlar, Trakya bölgesinin farklı illerinden (Tekirdağ, Kırklareli, Edirne) farklı zamanlarda (2003-2016) Trakya Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden Dr. Göksel Evcı tarafından toplanmıştır (1-5 bölge). 6 nolu bölgeye ait tohumlar ise Dr. Öğr. Üyesi Sefer Demirbaş tarafından canavar otu enfeksiyonunun olduğu ayçiçeği tarlasından toplanmıştır (Çizelge 3.1, Şekil 3.1). Konukçu ayçiçeği çeşidi olarak canavar otuna dayanıklı (LG5582) ve duyarlı (Özdemirbey) olduğu bilinen ayçiçeği tohumları kullanılmıştır. Özdemirbey çeşidine ait tohumlar Trakya Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden, LG5582 tohumları ise Limagrain firmasının temin edilmiştir.

Çizelge 3.1. *Orobancha cumana* Wallr. tohumlarının toplandığı bölgeler ve toplandığı yıllar

Bölge kodu	Bölge	Yıl	Kod
1	Lüleburgaz - Kırklareli	2013	LK2013
2	Sofuhalil - Kırklareli	2013	SK2013
3	Avarız - Edirne	2003	AE2003
4	Sarıdanışment (Lalapaşa) - Edirne	2013	LE2013
5	Muratlı - Tekirdağ	2013	MT2013
6	Hayrabolu - Tekirdağ	2016	HT2016

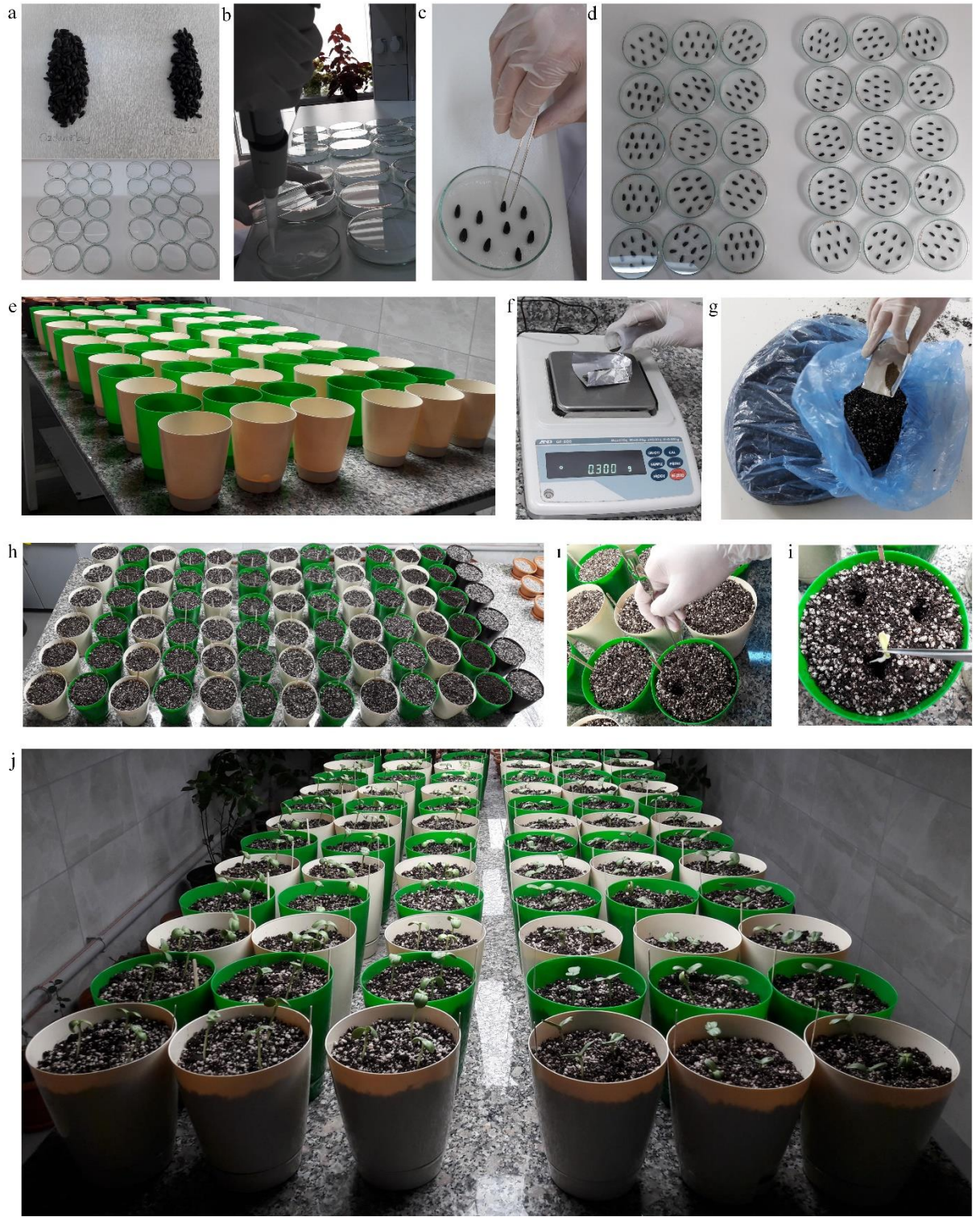


Şekil 3.1. *Orobancha cumana* Wallr. tohumlarının toplandığı bölgelerin harita üzerinde gösterimi

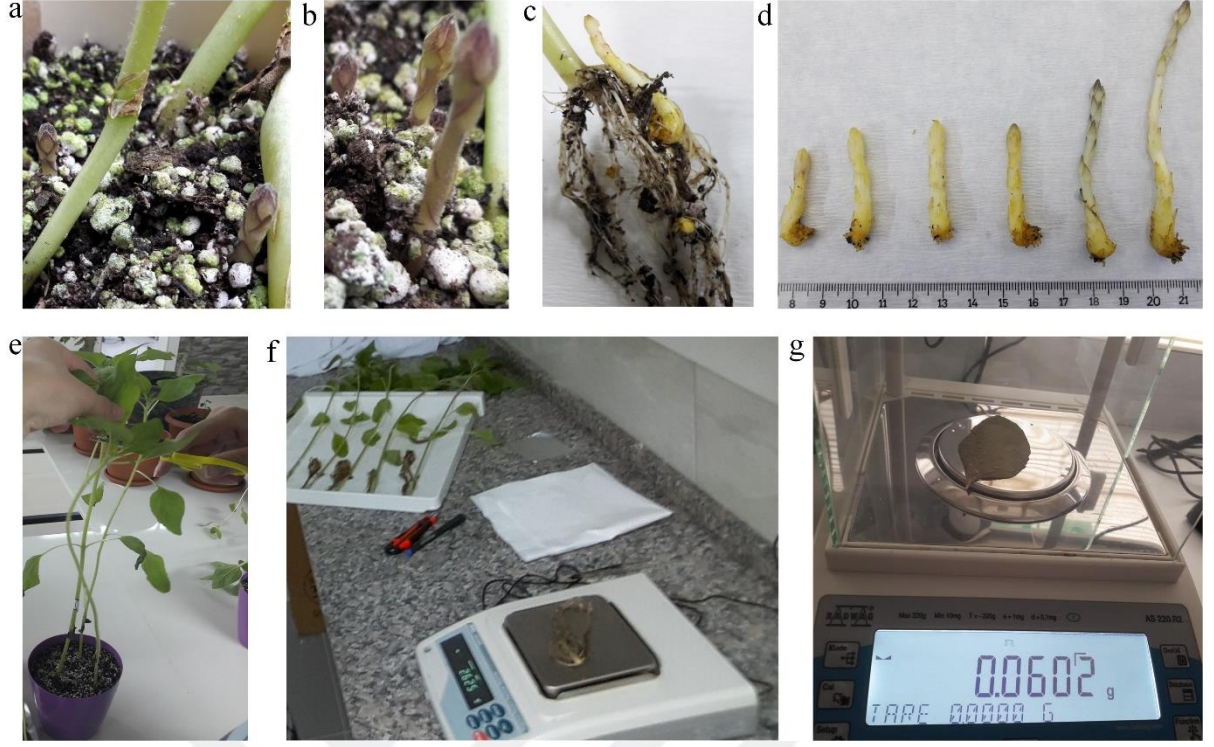
3.2. Bitkilerin Yetiştirilmesi ve Örneklem

Bitkilerin yetiştirilmesi sırasında Namık Kemal Üniversitesi Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü bitki yetiştirme odası kullanılmıştır. *O. cumana* bitkilerinin yetiştirilmesi için; her bir popülasyona ait 100 mg *O. cumana* tohumu perlit ve torf (1:1) içeren saksılara (1.5 L) eklenmiş ve tohumların saksıda homojen bir şekilde karışması sağlanmıştır. Ayçiçeği tohumları ise nemli kurutma kâğıdı içeren Petri kaplarında çimlendirilmiş ve 3 günlük fideler önceden hazırlanan saksılara, her bir saksıda 3 adet ayçiçeği fidesi olacak şekilde aktarılmıştır (Şekil 3.2). Bu çalışma tesadüf parsellerinde bölünmüş parseller deneme desenine göre 3 tekrarlı olarak kurulmuştur. Bitkiler bitki büyütme odasında 25 ± 2 °C sıcaklıkta, 16 saat fotoperiyotta, 36 gün süresince yetiştirilmiştir. Bitkiler haftada bir sulanmış, herhangi bir gübreleme işlemi yapılmamıştır.

Ayçiçeği bitkilerinden canavar otlarının toprak yüzeyine çıktığı 36. günde kök, gövde ve yaprak örnekleme gerçekleştirilmiştir (Şekil 3.3).



Şekil 3.2. Bitki yetiştirme basamakları [a-d: Tohum ve Petri kaplarının hazırlanması, e: Saksıların hazırlanması, f: Canavar otu tohumlarının tartılması, g: Torf-perlit karışımına canavar otu tohumlarının eklenmesi, h: Karışımların saksılara doldurulması, ı: Ayçiçeği fidelerinin dikim ön hazırlığı, i: Ayçiçeği fidelerinin dikimi, j: Bitki büyütme odasından genel görünüm (Orijinal)]



Şekil 3.3. Hasat günü ayçiçeği ve canavar otu bitkileri [a-b: Yüzeye çıkmış canavar otları, c: Köke yapışmış canavar otları d: Ayçiçeği bitkilerinin köklerinden ayrılmış canavar otları, e-g: Yaprakların hasat edilmesi (Orijinal)]

3.3. Morfolojik Parametreler

3.3.1. Ayçiçeği fidelerine ait büyüme parametreleri

Ayçiçeği bitkilerinin kök uzunluğu (kök tacı ile köklerinin en uç noktası arasındaki mesafe) ve gövde uzunluğu (kök tacı ile yapraklarının en uç noktası arasındaki mesafe) ölçülmüş, ortalaması cm olarak verilmiştir. Kök yaş ağırlığı için, kökler kök tacından kesilerek hassas terazide tartılarak (g) belirlenmiş, gövde yaş ağırlığı için, kök tacından kesilen ayçiçeği bitkilerinin toprak üstü kısımları hassas terazide tartılarak (g) belirlenmiş, ortalamalar g olarak verilmiştir. Kök ve gövde kuru ağırlıkları, yaş ağırlıkları (g) belirlenen toprak üstü ve altı kısımlar, 70°C'lik etüvde 48 saat kurutulduktan sonra tartılarak belirlenmiş, ortalamaları alınarak g olarak verilmiştir.

3.3.2. Enfeksiyon seviyesinin belirlenmesi

3.3.2.1. Canavar otu tohumlarının çimlenme seviyelerinin belirlenmesi

O. cumana tohumları 1 ml %70'lik etil alkol çözeltisinde 2 dk, %5' lik çamaşır suyunda 10 dk (2 kez) ve 5 dk (3 kez) steril saf sudan geçirilerek tohumların yüzeysel

sterilizasyon işlemi gerçekleştirilmiştir. Her bir popülasyona ait tohumlar 3 ml steril saf su ile nemlendirilmiş steril Petri kaplarına ekilmiştir. Tohumlar 7 gün boyunca $22\pm 2^{\circ}\text{C}$ 'de karanlık ortamda stratifikasyon işlemine tabi tutularak çimlenme senkronizasyonu sağlanmıştır. Canavar otu tohumlarının çimlenmesi için stratifikasyon işleminden sonra her Petri kabına 5 ppm 1 mL GR24 (strigol'ün sentetik analogu) eklenmiştir. GR24 eklendikten 6 gün sonra stereo mikroskop altında tohum sayımı yapılarak çimlenme oranı (%) belirlenmiştir (Demirbas ve ark. 2013).

3.3.2.2. Ayçiçeği fidelerinde enfeksiyon seviyesinin belirlenmesi

Örnekleme günü ayçiçeği fidelerinin köklerine yapışan canavar otu sayısı her gruptan 5 ayçiçeği fidesi incelenerek belirlenmiştir. Fide başına düşen canavar otu yapışma miktarı adet olarak ifade edilmiştir. Ayçiçeği çeşitlerinde canavar otu enfeksiyon seviyesinin belirlenmesi sırasında frekans (F), yoğunluk (I) ve saldırı oranı Pustovoit yöntemine göre belirlenmiştir. Buna göre, bitkiler F değeri %1-10 ve saldırı oranı (AR) 0-1 aralığında olduğunda dayanıklı, F değeri %10-20 olduğunda toleranslı, F değeri %20'nin üzerinde olduğunda ise duyarlı olarak değerlendirilmiştir (Evcı ve ark. 2011).

$$F = (\text{Enfekte bitki sayısı} / \text{Toplam bitki sayısı}) \times 100$$

$$I = \text{Köke yapışan canavar otu sayısı} / \text{Enfekte bitki sayısı}$$

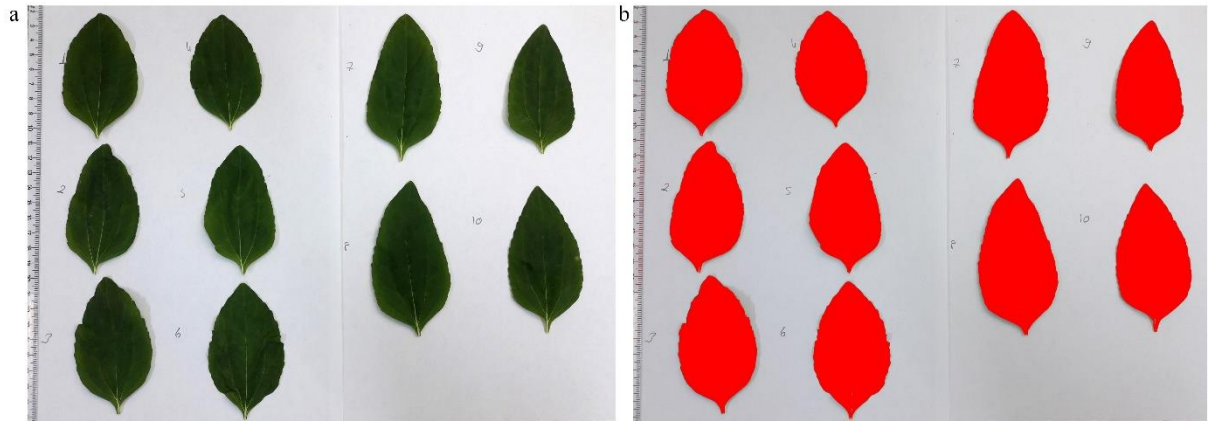
$$AR = (F \times I) / 100$$

3.4. Analiz Yöntemleri

3.4.1. Spesifik yaprak alanı (SLA)

Spesifik yaprak alanı için ayçiçeği fidelerinin alttan 2. yaprakları kullanılmıştır. Bu yaprakların fotoğrafları çekildikten sonra 48 saat 70°C 'de etüvde kurutulmuş ve hassas terazide (mg) tartılmıştır (Şekil 3.4). Yaprak fotoğrafları Image j görüntü işleme programı kullanılarak yaprak yüzey alanı cm^2 olarak belirlenmiştir (Şekil 3.4). Spesifik yaprak alanı aşağıdaki formül kullanılarak $\text{cm}^2 \text{mg}^{-1}$ olarak ifade edilmiştir (Wilson ve ark. 1999).

$$SLA = \text{Yaprak alanı (cm}^2\text{)} / \text{Yaprak kuru ağırlığı (mg)}$$



Şekil 3.4. SLA için fotoğrafı çekilen yapraklar [a-b: Image j programında yaprak alan ölçümleri (Orijinal)]

3.4.2. Lipit peroksidasyonu seviyesinin belirlenmesi

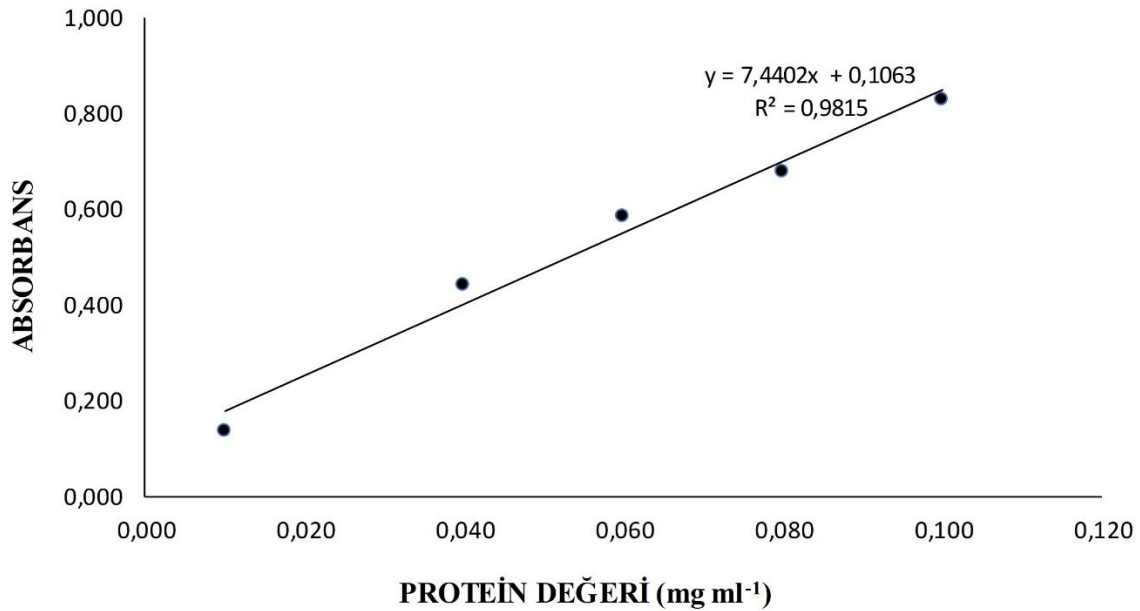
Reaktif oksijen türleri lipit peroksidasyonuna neden olurlar. Lipit peroksidasyonu, tiobarbiturik asit reaksiyonu (TBARS) sonucu meydana gelen malondialdehit (MDA) seviyesinin ölçülmesi ile belirlenmiştir (Madhava Rao ve Sresty 2000). 0,5 g bitki örneği, %0,1' lik trikloroasetik asit (TCA) çözeltisi ile homojenize edilmiş (Şekil 3.6). Özütler 10000 rpm'de 5 dk 4°C' de santrifüj edilmiş. Santrifüj işleminden sonra üst faza TCA ve TBA (tiobarbitürük asit) içeren reaksiyon karışımı eklenmiş ve örnekler daha sonra 95°C'de 30 dk sıcak su banyosunda bekletilmiş ardından buz banyosuna konulmuştur. Örnekler buz banyosunun ardından 10000 rpm'de 15 dk santrifüjlenmiştir. Oluşan üst fazın spektrofotometrede 532 nm ve 600 nm'deki absorbans değerleri kaydedilmiş (Şekil 3.6) ve MDA seviyesi, ekstinksiyon katsayısından ($\epsilon=155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) yararlanılarak ($\text{nmol g yağ ağırlık}^{-1}$) hesaplanmıştır.

3.4.3. H_2O_2 miktarının belirlenmesi

H_2O_2 miktarı, Bernt ve Bergmeyer (1974) metoduna göre belirlenmiştir. 0,5 g bitki örneği 1,5 ml 100 mM Na-P tamponu (pH: 6,8) ile homojenize edilmiştir (Şekil 3.6). Özüt, 12100 rpm'de 30 dk 4°C'de santrifüj edilmiştir. 0,5 ml üst faz 2,5 ml peroksit reaktifi ile karıştırıldı ve 30°C'de 10 dk sıcak su banyosunda inkübasyona bırakılmıştır. Reaksiyonu sonlandırmak için 0,5 ml 1 N perklorik asit eklenmiştir. Spektrofotometrede 436 nm'de okuma yapılarak (Şekil 3.6) H_2O_2 standart eğrisine göre H_2O_2 miktarı belirlenmiştir.

3.4.4. Toplam protein miktarının belirlenmesi

Ayçiçeği fidelerinden örnekleme zamanında 0,5 g yaprak alınarak analiz gününe kadar -20°C’de saklanmıştır. Toplam protein miktarı Bradford (1976) yöntemi kullanılarak belirlenmiştir. Bitki örneği, 1 mM EDTA.Na₂ ve %2 Polivinilpolipirrolidon (PVPP) içeren 50 mM sodyum fosfat tamponu (Na-P) (pH: 7,8) ile homojenize edilmiştir (Şekil 3.6). Özüt 4°C’de 14000 rpm’de 30 dk santrifüj edildikten sonra üst faz protein miktarının belirlenmesinde kullanılmıştır. Örneklerin protein miktarı Bovine Serum Albumin (BSA) kullanılarak hazırlanan standart protein grafiği (Şekil 3.5; $y=7,4402x+0,1063$; $R^2:0,9815$) üzerinden hesaplanmıştır.



Şekil 3.5. Protein standart grafiği

Protein analizi sırasında örnekler köre karşı spektrofotometrede 595 nm dalga boyu kullanılarak okutulmuştur (Şekil 3.6). Analizler sırasında tüm spektrofotometrik ölçümler Mecasys Optizen POP UV-VIS marka cihaz ile yapılmıştır. Belirlenen protein miktarları (mg g doku⁻¹) enzim aktivitelerinin hesaplaması sırasında kullanılmıştır.

3.4.5. Süperoksit dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1) aktivitesinin belirlenmesi

SOD enzim aktivitesi spektrofotometrik olarak Beauchamp ve Fridovich (1971) ve Giannipolities ve Ries’e (1977) göre belirlenmiştir. 0,5 g bitki örnekleri 1 mM EDTANa₂.2H₂O içeren 50 mM Na-P (pH: 7,8) ile homojenize edilmiştir (Şekil 3.6). Özütler

13000 rpm'de 30 dk boyunca santrifüj edilmiştir. Reaksiyon karışımı 0,05 M Na-P tamponu (pH 7,8), 0,01 M L-Metiyonin, 33 µM Nitro Blue Tetrazolium (NBT), 0,66 mM EDTA.Na₂ ve 0,0033 mM riboflavin içermektedir. Özütte meydana gelen aktivite, 300 µmol m⁻² s⁻¹ 25°C'de 10 dk süresince gerçekleştirilen reaksiyon sonunda meydana gelen renk değişiminin 560 nm dalga boyunda spektrofotometrede okutulması ile saptanmıştır (Şekil 3.6). Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg protein⁻¹ olarak belirlenir (Beauchamp ve Fridovich 1971, Giannipolities ve Ries 1977).

3.4.6. Peroksizdaz (POX; EC 1.11.1.7) aktivitesinin belirlenmesi

Peroksizdaz miktarının belirlenmesi Kanner ve Kinsella metoduna göre yapılmıştır. 0,5 g ayçiçeği bitki örnekleri 0,05 M (pH: 6,5) sodyum asetat (NaOAc) tamponu ile homojenize edilmiştir (Şekil 3.6). Özütler 14000 rpm 30 dk boyunca santrifüj edilmiştir. Spektrofotometrede yapılan okumalar sırasında kullanılan reaksiyon karışımında; 0,05 M NaOAc tamponu (pH 6,5), 0,1 M pyrogallol, 0,09 M H₂O₂ ve üst faz 300 nm dalga boyunda 120 sn boyunca köre karşı okutulmuştur (Şekil 3.6) (Kanner ve Kinsella 1983).

3.4.7. Katalaz (CAT; EC 1.11.1.6) aktivitesinin belirlenmesi

Katalaz enziminin aktivitesi Bergmeyer metodu kullanılarak belirlenmiştir. 1 mM etilen diamin tetraasetik asit (EDTA), 0,05 M Na-P tamponu (pH 7,0), dH₂O ve %3 H₂O₂ içeren reaksiyon karışımı 240 nm'de 3 dk süre ile köre karşı okutularak H₂O₂ miktarında oluşan azalma izlenmiştir (Şekil 3.6). Dakikada tüketilen µmol H₂O₂ miktarı, 1 enzim ünitesi olarak saptanmış ve spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg protein⁻¹ g olarak belirlenmiştir (Bergmeyer 1970).

3.4.8. SOD izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı

0,5 g ayçiçeği yaprağı 50 mM Tris-HCL (pH 7,8), 0,1 mM EDTA, %0,2 Triton X, %2 Polivinilpolipirrolidon (PVPP) içeren tampon çözelti ile homejenize edilmiştir (Şekil 3.6). Özütler 14000 rpm hızda 10 dakika santrifüj edilmiştir. Süpernatantlar SOD, POX, CAT izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı için kullanılmıştır. SOD, POX, CAT izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı Junyi JY-SCZ2+ mini marka dikey elektroforez cihazında yapılmıştır (Şekil 3.6). SOD, POX, CAT izoenzimlerinin jel görüntüleri Biocapt yazılımı kullanılarak işlenmiştir.

SOD izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı Riboflavin ve Nitro Blue Tetrazolium (NBT)'un fotokimyasal boyama yöntemi kullanılarak [Beauchamp ve Fridovich (1971),

Arora ve Bhatla (2017)] belirlenmiştir. Çözelti 1; 0,25 mM NBT, 0,05 M fosfat tamponu pH:7,8 ve 1 mM EDTA, Çözelti 2; 0,5 mM Riboflavin içermektedir. Boyamadan önce çözelti 1'den 40 birim, çözelti 2'den 2 birim alınarak karıştırılmış ve boyama için bu çözelti kullanılmıştır. Riboflavin UV ışık altında $O_2^{\cdot-}$ oluşumuna neden olmaktadır. $O_2^{\cdot-}$ ile NBT reaksiyona girdiğinde ise Formazon isimli menekşe renginde bir bileşik açığa çıkar ve jel üzerinde çalışan SOD izoenzimleri $O_2^{\cdot-}$ radikalini dismute ederek NBT ile beraber Formazon oluşumuna engel olmakta ve jel üzerinde SOD bölgelerinde boyama gerçekleşmemektedir. Ayçiçeği örnekleri denatüre olmayan (SDS içermeyen) poliakrilamid jel elektroforezinde (PAGE) %12,5 ayırma (separating) ve %4'lük sıkıştırma (stacking) jelde native-PAGE Laemmli (1970)'e göre sodyum dodesil sülfat (SDS) kullanılmadan 4°C'de sabit akım altında (50 mA) 60 dk ayırma tabi tutulmuştur. Her kuyucuğa 50 µg protein olacak şekilde yükleme yapılmıştır (Şekil 3.6). Elektroforezden sonra SOD izoenzimlerinin tespiti için boya çözeltisine inhibitörler eklenmiştir. Potasyum siyanür (KCN), Cu/Zn-SOD'u inhibe ederken, H_2O_2 hem Fe-SOD hemde Cu/Zn-SOD'u inhibe eder. Mn-SOD ise her iki çözeltide inhibe olmamaktadır. Boyama işleminden sonra jeller UV ışık altında Gel Imaging System Vilber Lourmat Quantum ST5 marka görüntüleme cihazında görüntülenmiştir.

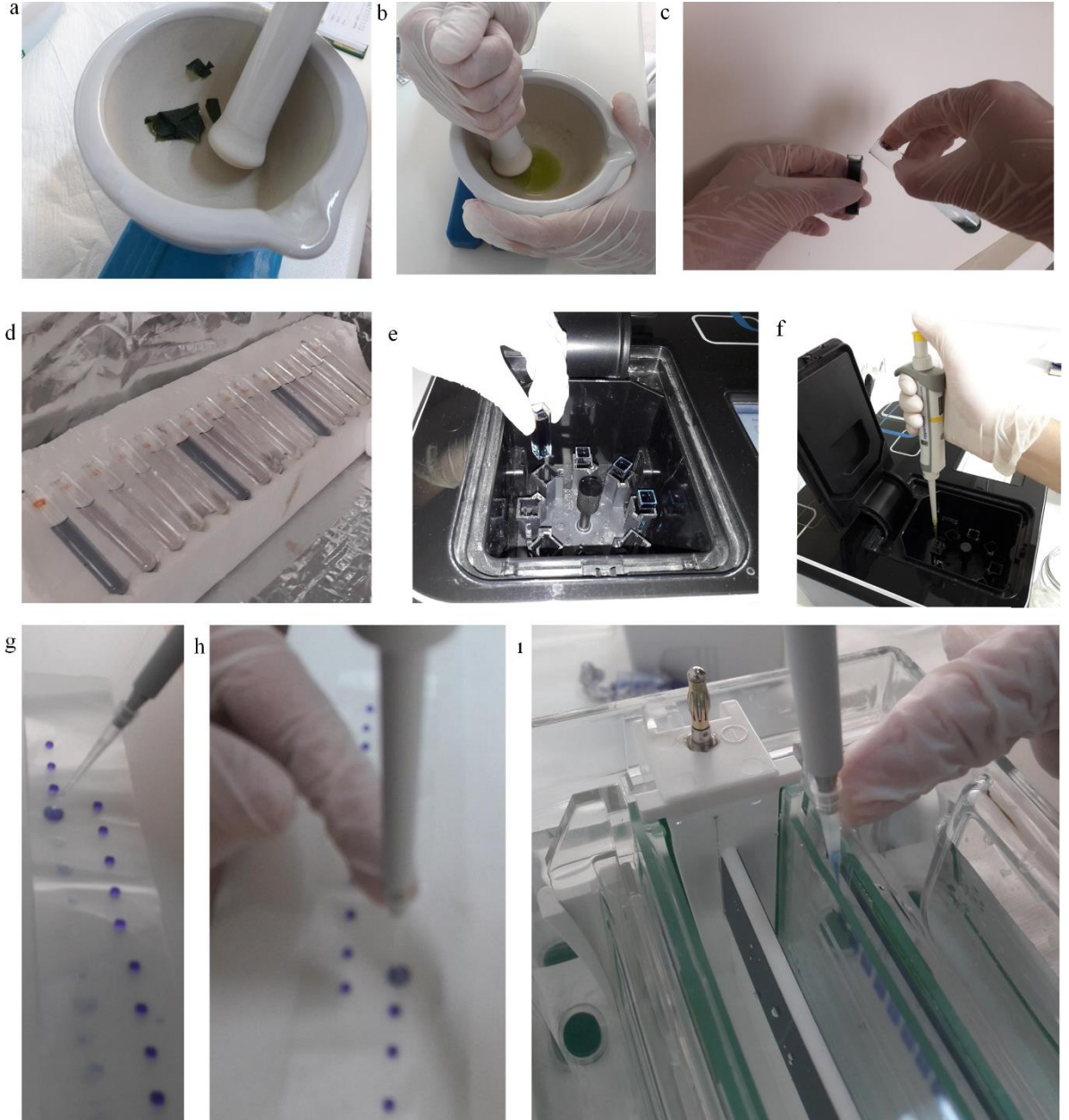
3.4.9. POX izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı

POX izoenzim aktivitesi Seevers ve ark. (1971)'e göre boyama yapılarak tespit edilmiştir. Proteinlerin elektroforetik ayrımı için Laemmli (1970)'e göre %10'luk ayırma ve %4'lük sıkıştırma jeli hazırlanmış ve örnekler SDS kullanılmadan 4°C'de sabit akım altında (50 mA) 45 dk ayırma tabi tutulmuştur. Her kuyucukta 30 µg protein olacak şekilde yükleme yapılmıştır (Şekil 3.6). Boya çözeltisi 200 mM sodyum asetat (pH 5) tamponu içerisinde 1,3 mM 3,3'-Diaminobenzidine (DAB) ve %3'lük H_2O_2 içermektedir. Boyama ile akrilamid jel üzerinde bulunan peroksidaz enzimleri DAB'ın oksitlenmesi sonucunda kahverengi bantlar meydana getirmektedir. Elde edilen jeller son olarak %7'lik asetik asit çözeltisi ile fikse edilmiştir. Beyaz ışık altında Gel Imaging System Vilber Lourmat Quantum ST5 marka görüntüleme cihazında görüntülenmiştir.

3.4.10. CAT izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı

CAT izoenzim aktivitesi Woodbury ve ark. (1971)'e göre belirlenmiştir. Proteinlerin elektroforetik ayrımı için %7,5'luk ayırma ve %4'lük sıkıştırma jel hazırlanmıştır. Örnekler native-PAGE Laemmli (1970)'e göre SDS kullanılmadan 4°C'de sabit akım altında (50 mA) 60 dk ayırma tabi tutulmuştur. Her kuyucukta 50 µg protein olacak şekilde yükleme

yapılmıştır (Şekil 3.6). Jel %0,003 H_2O_2 'de 15 dk çalkalayıcıda inkübe edilmiştir. Daha sonra jel %1 $FeCl_3$ ve %1 $K_3Fe(CN_6)$ içeren çözeltide 2 dk boyama yapılmıştır. H_2O_2 , $FeCl_3$ ve $K_3Fe(CN_6)$ kimyasalları jelde koyu bir renk oluşturur. CAT aktivitesi ile H_2O_2 'in jelde H_2O 'ya dönüşmesi sonucunda bu bölgelerde açık yeşil renkte bantlar gözlenmiştir. Jel daha sonra dI- H_2O ile yıkanmış ve beyaz ışık altında Gel Imaging System Vilber Lourmat Quantum ST5 marka görüntüleme cihazında görüntülenmiştir.



Şekil 3.6. Biyokimyasal analiz basamakları [a-b: Homojenizasyon, c-d: Spektrofotometrik ölçümler öncesi hazırlık, e-f: Spektrofotometrede okuma, g-h: Jele yüklenilecek proteinlerin hazırlanması, i: Proteinlerin jele yüklenmesi (Orijinal)]

3.5. İstatiksel Analizler

Bu tez çalışması, tesadüf parsellerinde bölünmüş parseller deneme desenine göre 3 tekrarlı olarak kurulmuştur. Morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerde elde edilen veriler tek yönlü varyans analizi (One Way Anova) ile SPSS 18 paket programı ile incelenmiştir. Ortalama değerler arasındaki farkların istatistiki önemlilikleri $P \leq 0.05$ düzeyinde LSD (Least Significant Difference-En Küçük Önemli Fark) testi ile belirlenmiştir. Sonuçlar grafiklerde ortalama $\pm$ standart hataları içerecek şekilde verilmiştir.

4. BULGULAR

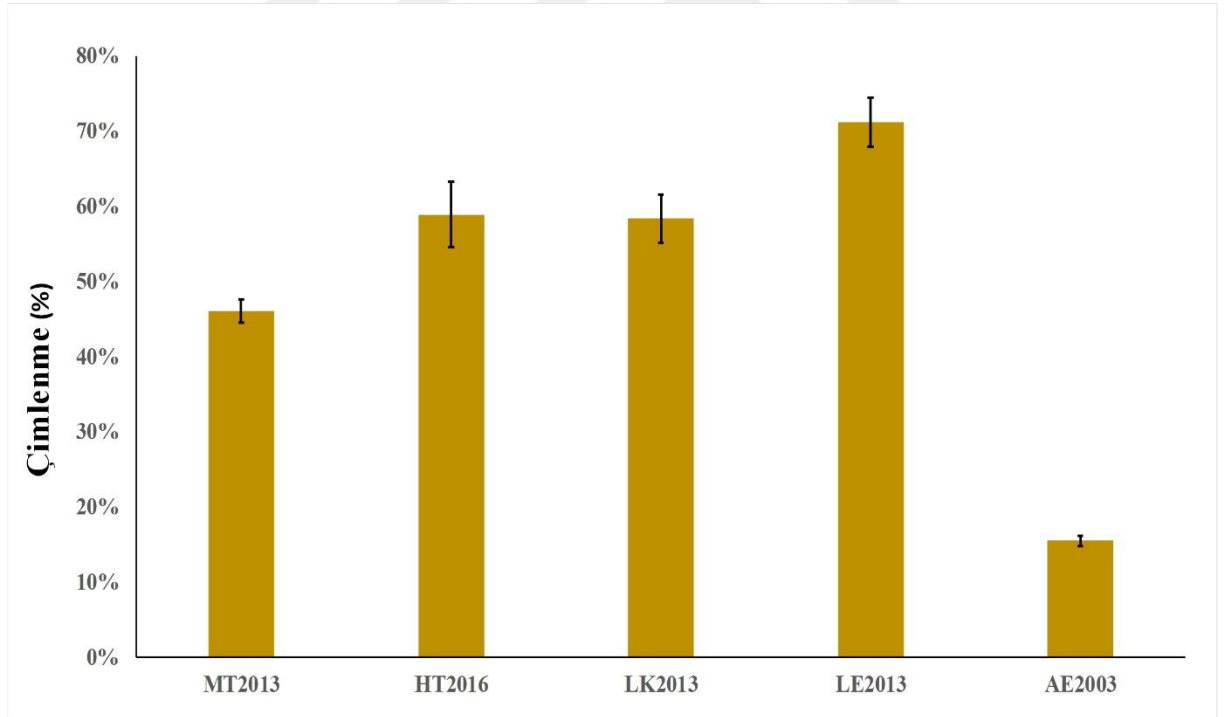
Bu bölümde, canavar otu ile enfekte olan Özdemirbey ve enfekte olmayan LG5582 ayçiçeği çeşitlerine ait bitkilerin kök ve gövde uzunluğu, kök ve gövde yaş ağırlığı, kök ve gövde kuru ağırlığı, spesifik yaprak alanı, canavar otu tohumlarının çimlenme seviyesi, canavar otu enfeksiyon seviyesi, TBARS ve H₂O₂ içeriği ile SOD, POX, CAT enzim ve izoenzim aktivitelerine ait değişimler sunulmuştur.

4.1. Morfolojik Parametreler

4.1.1. Canavar otu enfeksiyon seviyesi

4.1.1.1. Canavar otu tohumlarının çimlenme seviyesi

Bu tez çalışmasında AE2003, MT2013, LK2013, HT2016 ve LE2013 bölgelerinden toplanan canavar otu tohumlarının çimlenme seviyeleri sırasıyla %15,48, %46,03, %58,31, %58,85 ve %71,15 olarak belirlenmiştir. SK2013 bölgesinden toplanan tohumlarda çimlenme gözlenmemiştir (Şekil 4.1).



Şekil 4.1. Farklı bölgelerden toplanan canavar otu tohumlarının çimlenme (%) seviyeleri. Sonuçlar ortalama $\pm$ std hata şeklinde verilmiştir.

4.1.1.2. Ayçiçeği fidelerinde enfeksiyon seviyesi

Özdemirbey çeşidinde fide başına düşen canavar otu sayısı SK2013, AE2003, MT2013, LK2013, LE2013 ve HT2016'da sırasıyla ortalama 0, 7, 6, 11, 11, 32,4 olarak belirlenmiştir. LG5582 çeşidi ise canavar otuna karşı dayanıklı olmasına rağmen MT2013 için fide başına düşen canavar otu sayısı 0,2 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.1).

Çizelge 4.1. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği). Sonuçlar ortalama $\pm$ std hata şeklinde verilmiştir. Sonuçların yanındaki harfler (a-c) ortalamalar arasındaki anlamlılık düzeyini ifade etmektedir.

Bölge	Enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği)
SK2013	0 $\pm$ 0,00a
AE2003	7,6 $\pm$ 2,16ab
MT2013	11 $\pm$ 1,58ab
LK2013	11 $\pm$ 2,17ab
LE2013	18,2 $\pm$ 1,93b
HT2016	32,4 $\pm$ 6,89c

Tez çalışmasında canavar otuna duyarlı ayçiçeği çeşidi olarak seçilen Özdemirbey çeşidine ait bitkilerin SK2013 grubu hariç F değeri 100, AR değeri ise SK2013, AE2003, MT2013, LK2013, LE2013 ve HT2016 gruplarında sırasıyla 0, 7, 6, 11, 11, 32,4 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.2). Canavar otuna dayanıklı ayçiçeği çeşidi olarak seçilen LG5582 çeşidine ait bitkilerin F değeri MT2013 grubunda 20, diğer gruplarda ise 0 olarak belirlenmiştir. Bu çeşidin MT2013 grubunda AR değeri 0,2 diğer tüm gruplarda ise 0 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.2).

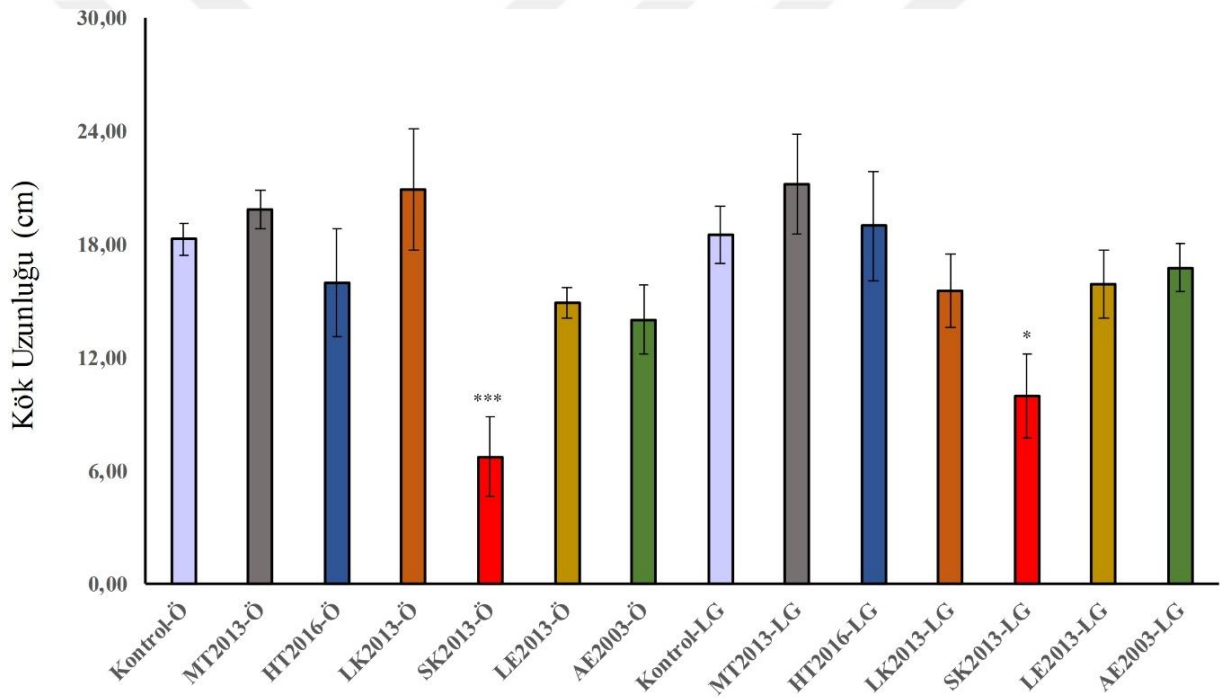
Çizelge 4.2. Özdemirbey ve LG5582 çeşitlerinin F, I ve AR değerlerine ait değişimler.

Çeşit	Bölge	F	I	AR
Özdemirbey (Duyarlı)	MT2013	100	11	11
	HT2016	100	32,4	32,4
	LK2013	100	11	11
	SK2013			
	LE2013	100	18,2	18,2
	AE2003	100	7,6	7,6
LG5582 (Dayanıklı)	MT2013	20	1	0,2
	HT2016			
	LK2013			
	SK2013			
	LE2013			
	AE2003			

4.1.2. Kök uzunluğu

Özdemirbey çeşidinin kök uzunluğunun kontrole oranla MT2013 ve LK2013’de sırasıyla %8,62 ve %14,35 arttığı, HT2016, LE2013, AE2003, SK2013’de sırasıyla %12,71, %18,40, %23,33 ve %63,20 oranında azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise kök uzunluğunun kontrole oranla %15,78 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.2).

LG5582 çeşidinin kök uzunluğu kontrole oranla MT2013 ve HT2016’de sırasıyla %14,59 ve %2,49 arttığı ve AE2003, LE2013, LK 2013 ve SK2013’de sırasıyla %9,51, %14,16, %16,11 ve %46,05 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin kök uzunluğu ortalamalarının %11,46 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.2).



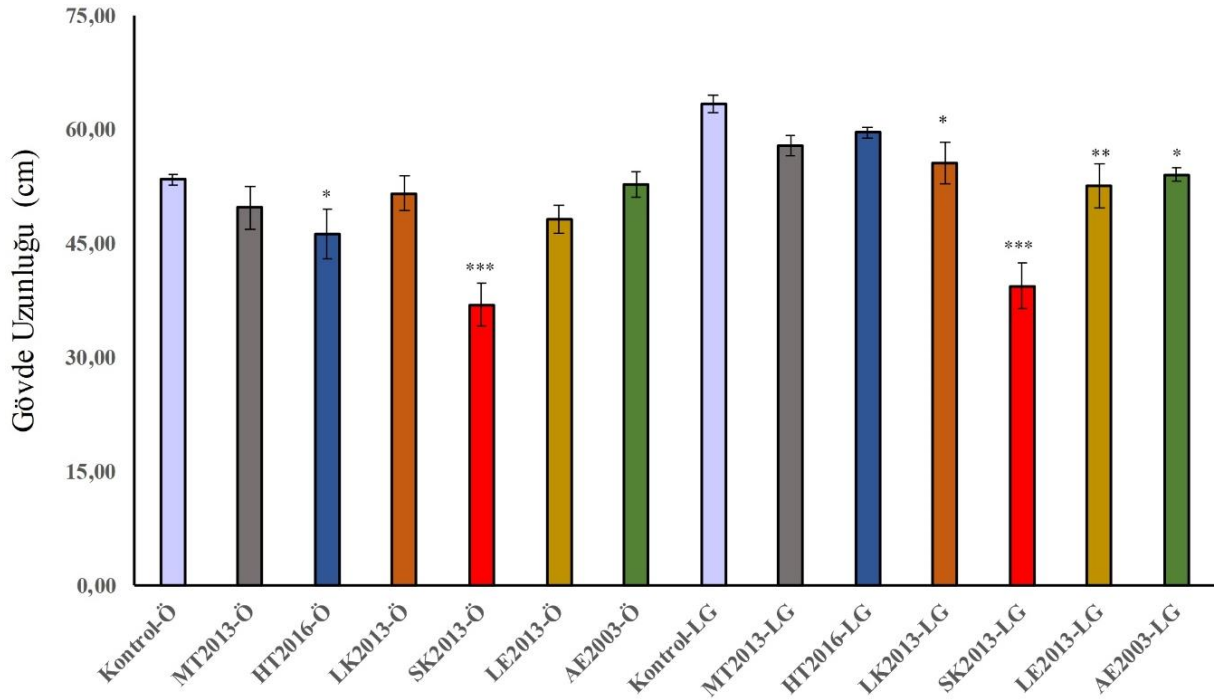
Şekil 4.2. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök uzunluğunda (cm) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.3. Gövde uzunluğu

Özdemirbey çeşidinin gövde uzunluğunun kontrole oranla AE2003, LK2013, MT2013 LE2013, HT2016 ve SK2013’de sırasıyla %1,27, %3,34, %6,89, %9,82, %13,31 ve %30,82 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge

ortalamları değerlendirildiğinde ise gövde uzunluğunun kontrole oranla %15,78 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.3).

LG5582 çeşidinde gövde uzunluğu kontrole oranla HT2016, MT2013, LK2013, AE2003, LE2013 ve SK2013’de sırasıyla %5,94, %8,56, %12,23, %14,76, %16,97 ve %37,79 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin gövde uzunluğu ortalamalarının %16,04 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.3).



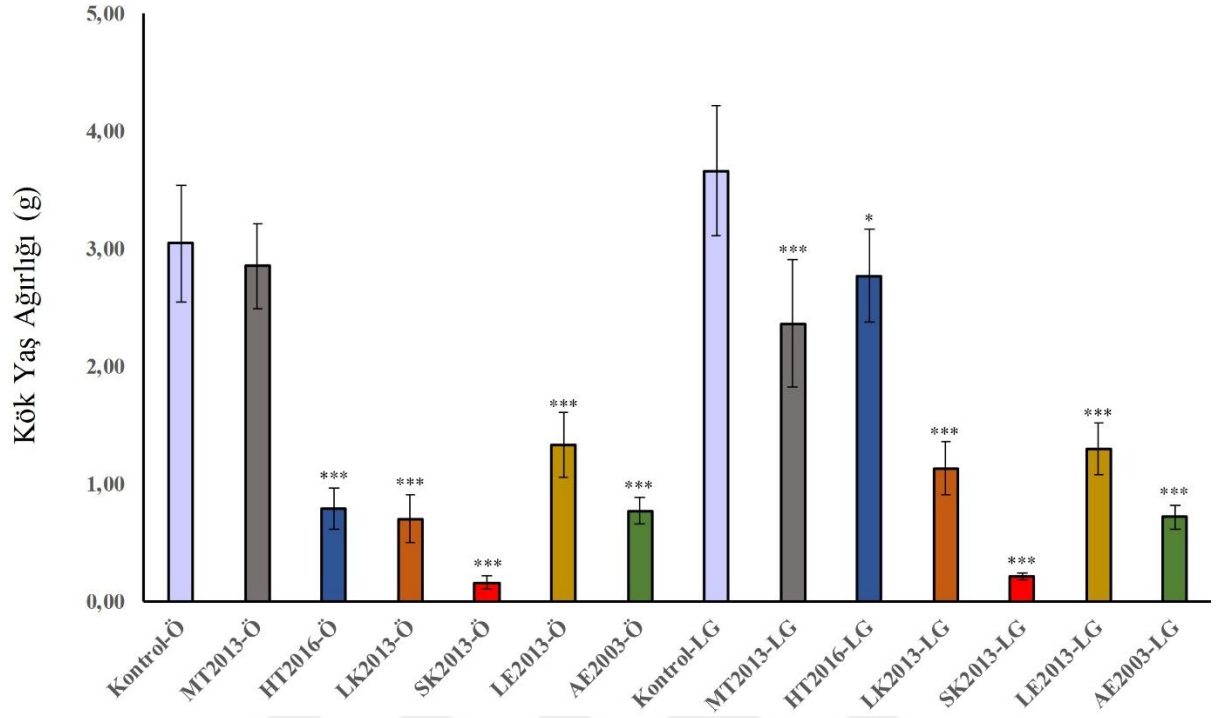
Şekil 4.3. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde uzunluğunda (cm) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.4. Kök yaş ağırlığı

Özdemirbey çeşidinin kök yaş ağırlığının kontrole oranla MT2013, LE2013, HT2016, AE2003, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %6,34, %56,29, %74,10, %74,75, %77,01 ve %94,71 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise kök yaş ağırlığının kontrole oranla %63,87 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.4).

LG5582 çeşidinin kök yaş ağırlığının kontrole oranla HT2016, MT2013, LE2013, LK2013, AE2003 ve SK2013’de sırasıyla %24,32, %35,52, %64,54, %69,13, %80,39 ve

%94,32 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin kök yaş ağırlığının ortalama %61,37 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.4).

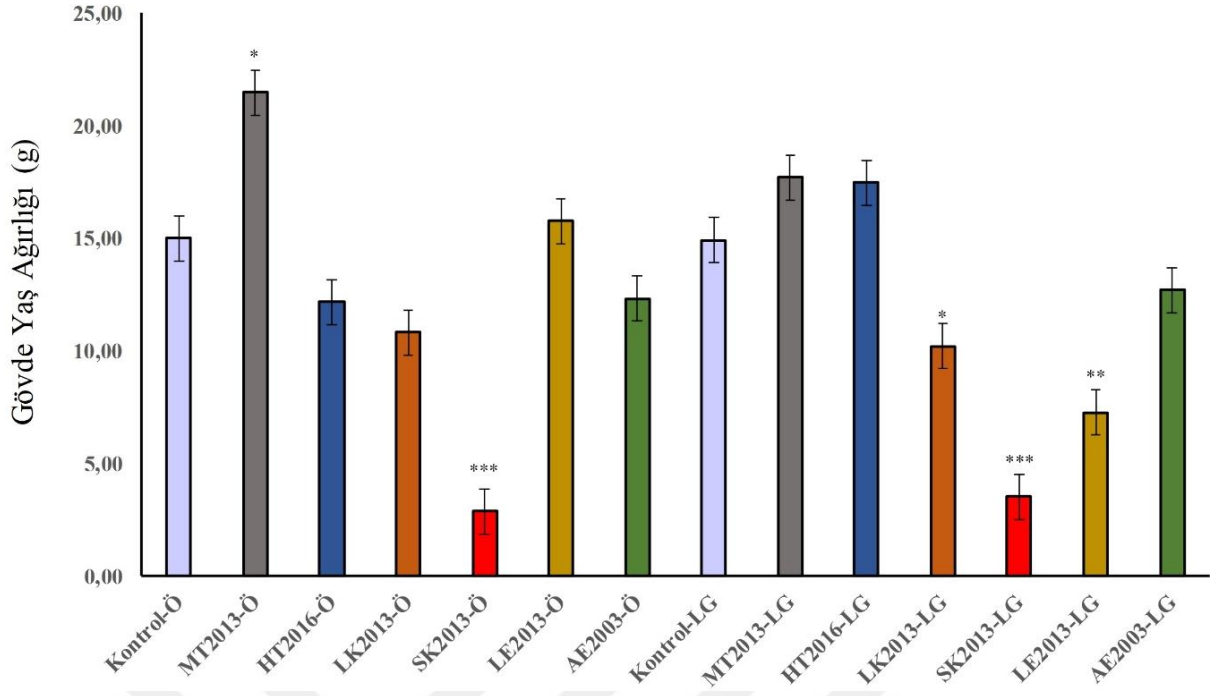


Şekil 4.4. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök yaş ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.5. Gövde yaş ağırlığı

Özdemirbey çeşidinin gövde yaş ağırlığının kontrole oranla LE2013 ve MT2013’de sırasıyla %5 ve %43,02 arttığı, AE2003, HT2016, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %17,85, %18,91, %27,85 ve %80,79 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise gövde yaş ağırlığının kontrole oranla %16,23 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.5).

LG5582 çeşidinin gövde yaş ağırlığının kontrole oranla HT2016 ve MT2013’de sırasıyla %17,08 ve %18,52 arttığı belirlenmiştir. AE2003, LK2013, LE2013 ve SK2013’de sırasıyla %14,84, %31,67, %51,22 ve %76,38 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin gövde yaş ağırlığının ortalama %23,09 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.5).

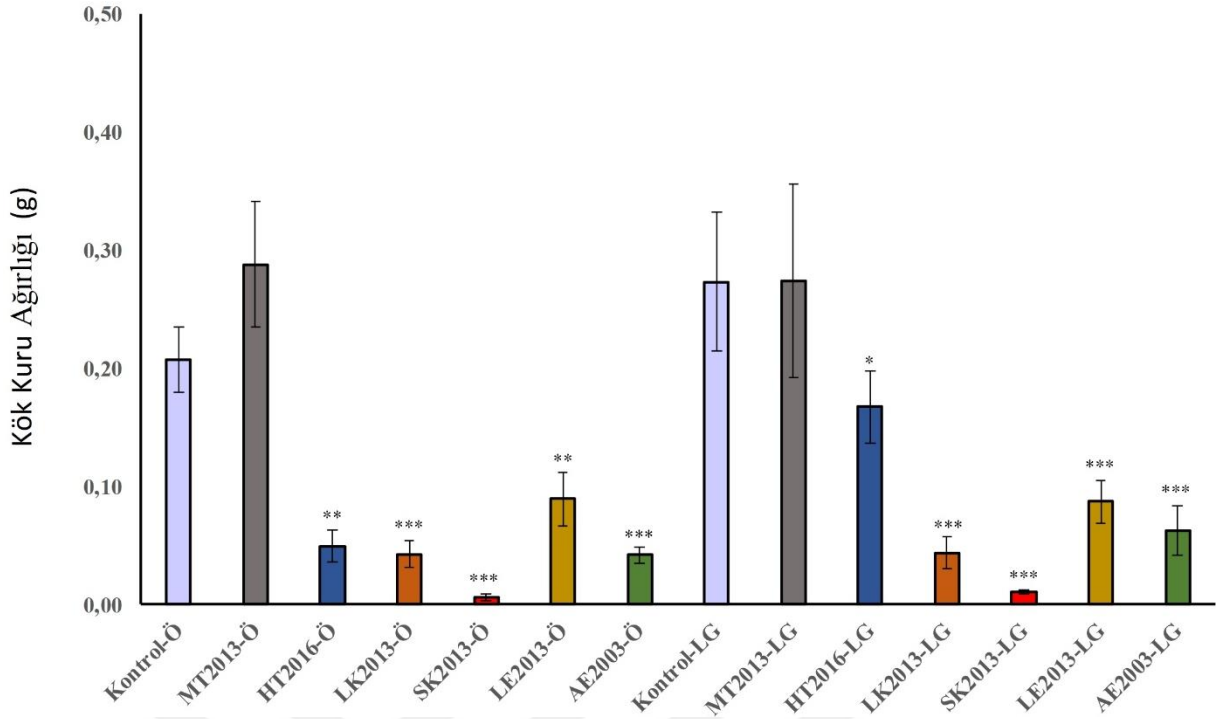


Şekil 4.5. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde yaş ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.6. Kök kuru ağırlığı

Özdemirbey çeşidinin kök kuru ağırlığının kontrole oranla MT2013’de %38,70 arttığı ve LE2013, HT2016, LK2013, AE2003 ve SK2013’de sırasıyla %58,80, %76,08, %79,56, %79,85 ve %96,99 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise kök kuru ağırlığının kontrole oranla %58,43 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.6).

LG5582 çeşidinin gövde yaş ağırlığının kontrole oranla MT2013’de %00,11 arttığı ve HT2016, LE2013, AE2003, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %38,65, %68,06, %77,16, %83,96 ve %96,22 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin kök kuru ağırlığının ortalama %16,04 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.6).

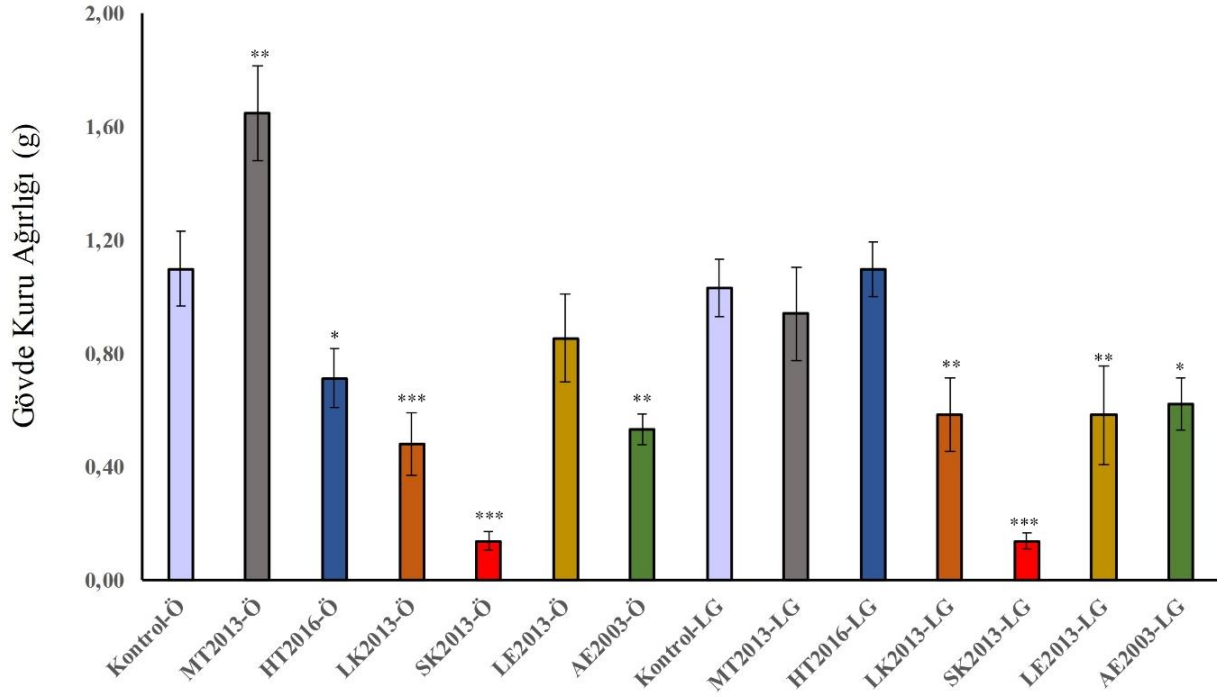


Şekil 4.6. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama kök kuru ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.7. Gövde kuru ağırlığı

Özdemirbey çeşidinin gövde kuru ağırlığının kontrole oranla MT2013’de %49,85 arttığı ve LE2013, HT2016, AE2003, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %22,30, %49,85, %51,73, %56,27 ve %87,39 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise gövde kuru ağırlığının kontrole oranla %33,82 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.7).

LG5582 çeşidinin gövde yaş ağırlığının kontrole oranla HT2016’de %06,39 arttığı ve MT2016, AE2003, LE2013, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %8,77, %39,68, %43,46, %43,52 ve %86,58 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin gövde kuru ağırlığının ortalama %35,94 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.7).

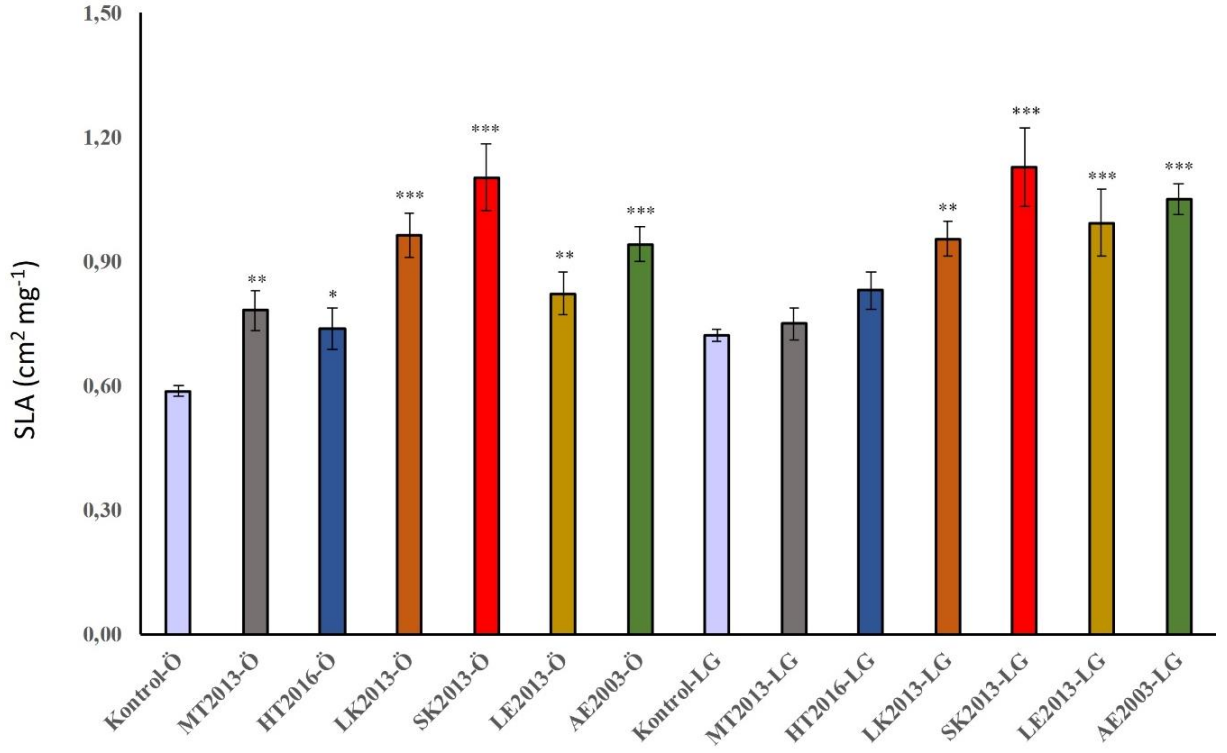


Şekil 4.7. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama gövde kuru ağırlığında (g) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.1.8. Spesifik yaprak alanı

Özdemirbey çeşidinin SLA değerinin kontrole oranla HT2016, MT2016, LE2013, AE2003, LK2013 ve SK2013’de sırasıyla %25,48, %33,11, %40,06, %60,17, %64,10 ve %87,79 arttığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise SLA değerinin kontrole oranla %51,79 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.8).

LG5582 çeşidinin SLA kontrole oranla MT2013, HT2016, LK2013, LE2013, AE2003 ve LK2013’de sırasıyla %3,94, %14,90, %32,28, %37,66, %45,47 ve %31,72 arttığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin SLA değerinin %31,72 oranında arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.8).



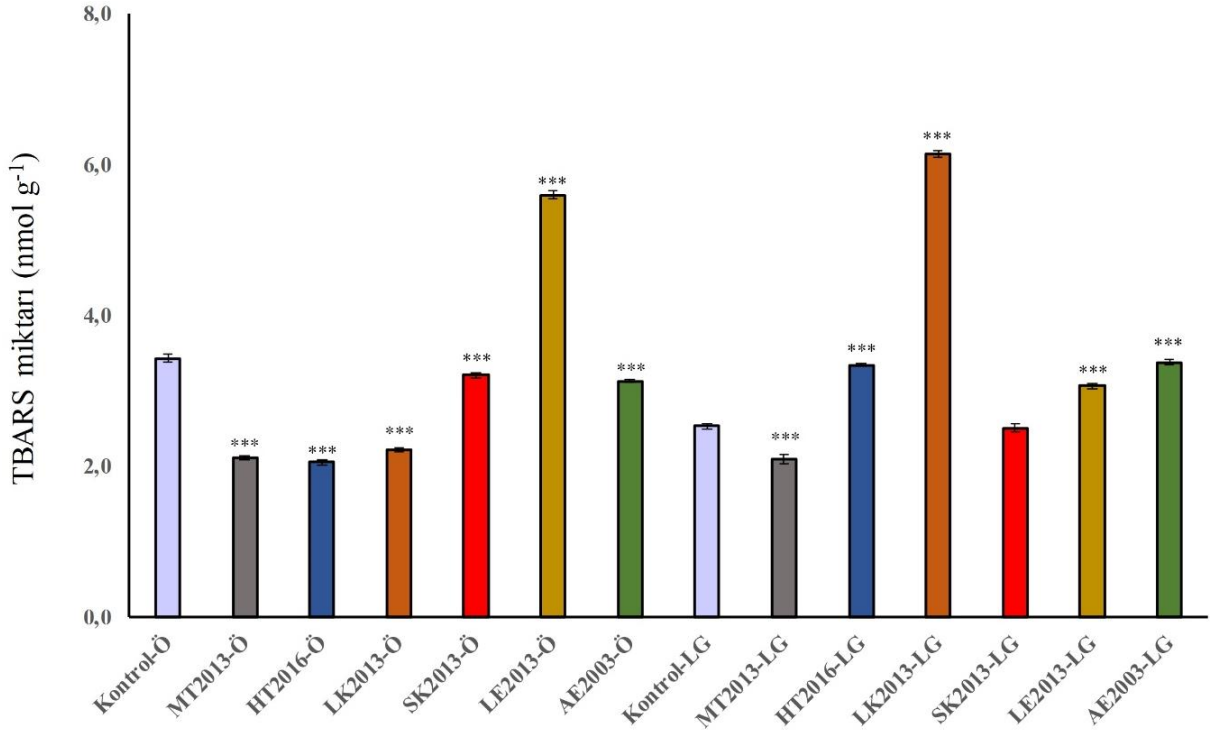
Şekil 4.8. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama SLA değerinde (cm² mg⁻¹) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: P≤0,05, **: P≤0,01, ***: P≤0,001).

4.2. Biyokimyasal Parametreler

4.2.1. Lipit peroksidasyonu seviyesi

Özdemirbey çeşidinin TBARS seviyesinin LE2013’de %63,12 arttığı, SK2013, AE2003, LK2013, MT2013 ve HT2016’da sırasıyla %6,61, %8,74, %35,23, %38,56 ve %40,15 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise TBARS seviyesinin kontrole oranla %11,03 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.9).

LG5582 çeşidinin TBARS seviyesinin kontrole oranla LE2013, HT2016, AE2003 ve LK2013’de sırasıyla %21,03, %31,95, %33,39 ve %142,34 arttığı, SK2013 ve MT2013 sırasıyla %0,99 ve %17,39 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin lipit peroksidasyon seviyesinin ortalama %35,06 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.9).

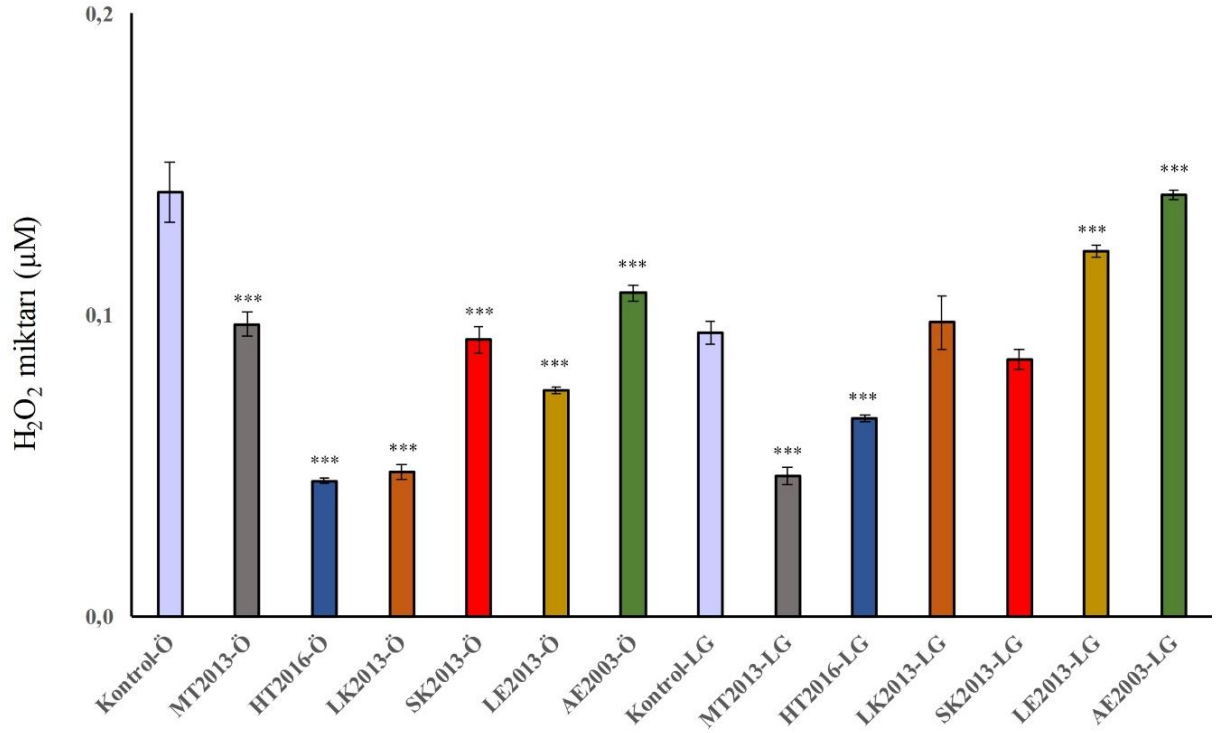


Şekil 4.9. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama TBARS miktarında (nmol g⁻¹) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: P≤0,05; **: P≤0,01; ***: P≤0,001).

4.2.2. H₂O₂ miktarı

Özdemirbey çeşidinin H₂O₂ miktarının AE2003, MT2013, SK2013, LE2013, LK2013 ve HT2016'da sırasıyla %23,73, %31,07, %34,70, %46,73, %65,87 ve %67,94 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise H₂O₂ miktarının kontrole oranla %45,01 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.10).

LG5582 çeşidinin H₂O₂ miktarının LK2013, LE2013 ve AE2003'de sırasıyla %3,75, %28,94 ve %48,56 arttığı, SK2013, HT2016 ve MT2013'de sırasıyla %9,59, %30,25 ve %50,37 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin H₂O₂ miktarının ortalama %1,49 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.10).

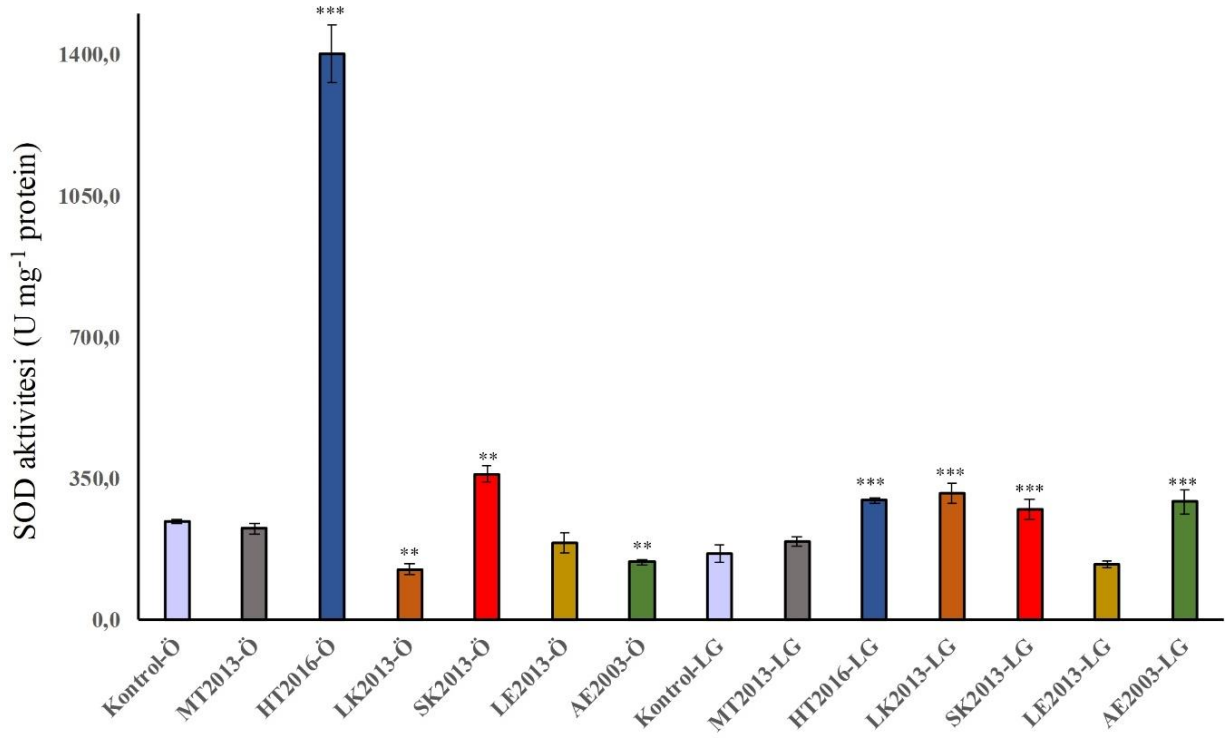


Şekil 4.10. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama H₂O₂ miktarında (µM) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: P≤0,05; **: P≤0,01; ***: P≤0,001).

4.2.3. SOD aktivitesi ve izoenzimleri

Özdemirbey çeşidinin SOD aktivitesinin SK2013 ve HT2016'da sırasıyla %48,63 ve %477,81 arttığı ve MT2013, LE2013, AE2003 ve LK2013'de sırasıyla %6,87, %21,78, %41,28 ve %48,63 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise SOD aktivitesinin kontrole oranla %68,03 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.11).

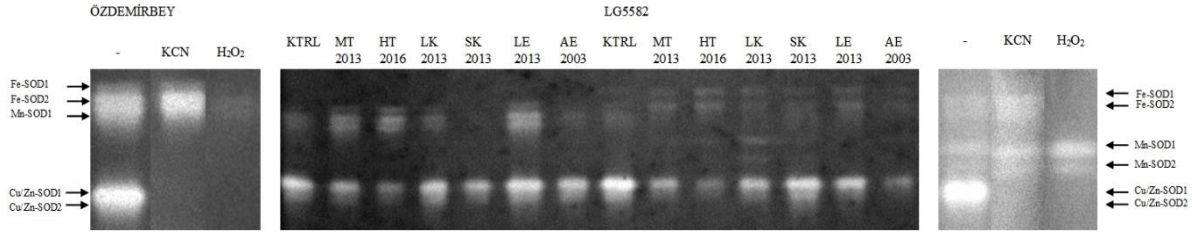
LG5582 çeşidinin SOD aktivitesinin MT2013, SK2013, AE2003, HT2016 ve LK2013'de sırasıyla %18,05, %66,67, %78,35, %80,24 ve %91,23 arttığı ve LE2013'de %16,86 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin SOD aktivitesinin %52,95 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.11).



Şekil 4.11. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama SOD aktivitesinde (U mg⁻¹ protein) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: P≤0,05; **: P≤0,01; ***: P≤0,001).

Ayçiçeği yapraklarından izole edilen SOD izoenzimlerinin seviyeleri incelendiğinde Özdemirbey ve LG5582 çeşitlerinde sırasıyla 5 ve 6 SOD izoenzimi belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 belirlenirken, LG5582 çeşidinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Mn-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidine ait, kontrol grubunda Fe-SOD1 belirlenemezken, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %11,86, %13,05, %43,07 ve %36,10 oranında belirlenmiştir. MT2013 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %11,29, %17,86, %22,06, %34,56, %14,23 olarak belirlenmiştir. HT2016 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %13,72, %26,65, %17,37, %30,69 ve %11,57 olarak belirlenmiştir. LK2013 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %9,06, %12,10, %11,05, %43,66 ve %24,13 olarak belirlenmiştir. SK2013 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2 ve Mn-SOD1 belirlenemezken Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %66,74 ve %33,26 olarak belirlenmiştir. LE2013 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2,

Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %10,55, %17,19, %17,94, %37,41 ve %16,91 olarak belirlenmiştir. AE2003 bölgesinde Fe-SOD1 ve Mn-SOD1 belirlenemezken, Fe-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %18,48, %45,11 ve %36,40 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.3, Şekil 4.12).



Şekil 4.12. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerine ait SOD izoenzimlerinin jel görüntüsü.

Çizelge 4.3. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerinin SOD izoenzimlerinin aktivitesinde meydana gelen (yüzde) değişimler.

Çeşit		Fe-SOD1	Fe-SOD2	Mn-SOD1	Mn-SOD2	Cu/Zn-SOD1	Cu/Zn-SOD2
Özdemirbey (Duyarlı)	Kontrol		11,86	13,05		43,07	36,10
	MT2013	11,29	17,86	22,06		34,56	14,23
	HT2016	13,72	26,65	17,37		30,69	11,57
	LK2013	9,06	12,10	11,05		43,66	24,13
	SK2013					66,74	33,26
	LE2013	10,55	17,19	17,94		37,41	16,91
	AE2003		18,48			45,11	36,40
LG5582 (Dayanıklı)	Kontrol	13,52	17,60			46,66	22,23
	MT2013	14,89	25,07			40,08	19,95
	HT2016	18,25	23,83	15,77		27,46	14,70
	LK2013	16,88	7,27	18,03	4,19	35,93	17,71
	SK2013	13,77				53,22	33,01
	LE2013	12,54	12,14			52,41	22,91
	AE2003	21,78	26,33			51,89	

LG5582 çeşidinde, kontrol grubunda Mn-SOD1 ve Mn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Fe-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %13,52, %17,60 %46,66 ve %22,23 oranında olduğu belirlenmiştir. MT2013 bölgesinde Mn-SOD1 ve Mn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Fe-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %14,89, %25,07, %40,08, %19,95 olarak belirlenmiştir. HT2016 bölgesinde Mn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %18,25, %23,83, %15,77, %27,46 ve %14,70 olarak belirlenmiştir. LK2013 bölgesinde Fe-SOD1, Fe-SOD2, Mn-SOD1, Mn-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %16,88,

%7,27, %518,03, %4,19, %35,93 ve %17,71 olarak belirlenmiştir. SK2013 bölgesinde Fe-SOD2, Mn-SOD1, Mn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %13,77, %53,22 ve %33,01 olarak belirlenmiştir. LE2013 bölgesinde Mn-SOD1, Mn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Fe-SOD2, Cu/Zn-SOD1 ve Cu/Zn-SOD2 sırasıyla %12,54, %12,14, %52,41 ve %22,91 olarak belirlenmiştir. AE2003 bölgesinde Mn-SOD1, Mn-SOD2, Cu/Zn-SOD2 belirlenemezken, Fe-SOD1, Fe-SOD2 ve Cu/Zn-SOD1 sırasıyla %21,78, %26,33 ve %51,89 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.3, Şekil 4.12).

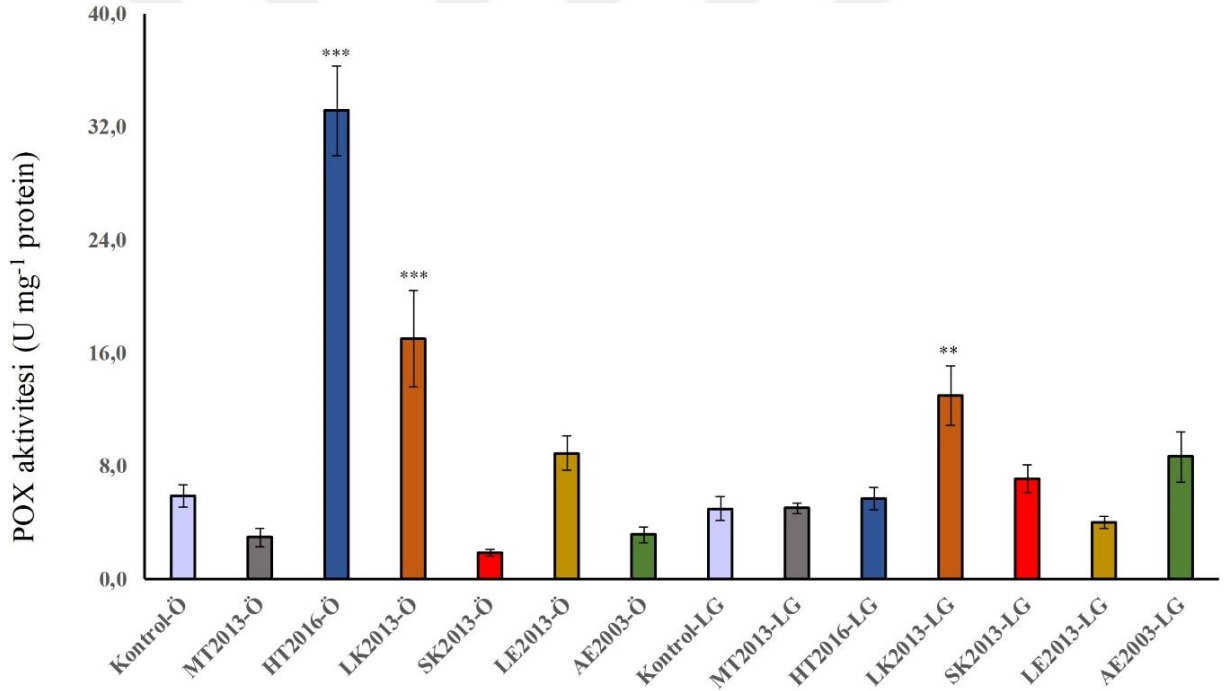
4.2.4. POX aktivitesi ve izoenzimleri

Özdemirbey çeşidinin POX aktivitesinin LE2013, LK2013 ve HT2016'da sırasıyla %51,65, %189,97 ve %465,16 arttığı ve AE2003, MT2013 ve SK2013'de sırasıyla %46,88, %49,80 ve %68,61 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge ortalamaları değerlendirildiğinde ise POX aktivitesinin kontrole oranla %90,25 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.13).

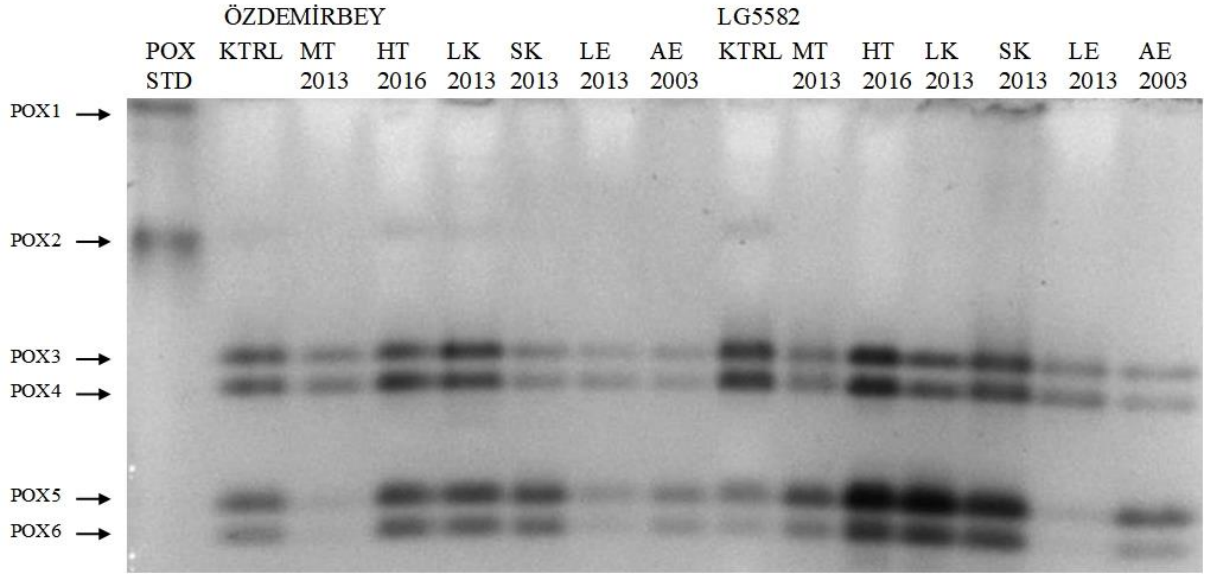
LG5582 çeşidinin POX aktivitesi MT2013, HT2016, SK2013, AE2003 ve LK2013'de sırasıyla %0,79, %41,69, %74,12 ve %160,80 arttığı ve LE2013'de %20,04 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin POX aktivitesi %45,21 arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.13).

Ayçiçeği yapraklarından izole edilen POX izoenzimlerinin seviyeleri incelendiğinde Özdemirbey ve LG5582 çeşitlerinde toplam 5 farklı POX izoenzimi belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde POX1 izoenzimi sadece LK2013'de, POX2 izoenzimi sadece HT2016'da belirlenmiştir. Kontrol grubunda POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %24,99, %21,95, %30,41 ve %22,64 olarak belirlenmiştir. MT2013 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %24,17, %25,99, %22,28 ve %27,56 olarak belirlenmiştir. HT2016 bölgesinde POX2, POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %18,26, %12,74, %15,78, %26,43 ve %26,79 olarak belirlenmiştir. LK2013 bölgesinde POX1, POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %11,84, %26,63, %18,23, %20,17 ve %23,13 olarak belirlenmiştir. SK2013 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %25,47, %28,39, %24,87 ve %21,26 olarak belirlenmiştir. LE2013 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %30,22, %32,04, %30,05 ve %7,68 olarak belirlenmiştir. AE2003 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %24,96, %26,85, %26,18, %22,00 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.4, Şekil 4.14).

LG5582 çeşidinde POX2 izoenzimi sadece kontrol grubunda, POX1 sadece SK2013’de belirlenirken, POX6 tüm gruplarda bulunurken LE2013 bölgesinde belirlenememiştir. Kontrol grubunda POX2, POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %16,75, %16,20, %17,33, %23,38 ve %26,33 olarak belirlenmiştir. MT2013 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %23,56, %24,52, %26,66 ve %25,27 olarak belirlenmiştir. HT2016 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %28,55, %24,84, %21,57 ve %25,05 olarak belirlenmiştir. LK2013 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %26,01, %33,65, %20,00 ve %10,89 olarak belirlenmiştir. SK2013 bölgesinde POX1, POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %10,89 %21,31, %22,14, %18,49 ve %27,17 olarak belirlenmiştir. LE2013 bölgesinde POX3, POX4 ve POX5 sırasıyla %26,43, %35,31 ve %38,25 olarak belirlenmiştir. AE2003 bölgesinde POX3, POX4, POX5 ve POX6 sırasıyla %26,43, %36,27, %26,01, %11,29 olarak belirlenmiştir (Çizelge 4.4, Şekil 4.14).



Şekil 4.13. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin ortalama POX aktivitesinde (U mg^{-1} protein) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).



Şekil 4.14. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerine ait POX izoenzimlerinin jel görüntüsü.

Çizelge 4.4. Duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerinin POX izoenzimlerinin aktivitesinde meydana gelen (yüzde) değişimler.

Çeşit		POX1	POX2	POX3	POX4	POX5	POX6
Özdemirbey (Duyarlı)	Kontrol			24,99	21,95	30,41	22,64
	MT2013			24,17	25,99	22,28	27,56
	HT2016		18,26	12,74	15,78	26,43	26,79
	LK2013	11,84		26,63	18,23	20,17	23,13
	SK2013			25,47	28,39	24,87	21,26
	LE2013			30,22	32,04	30,05	7,68
	AE2003			24,96	26,85	26,18	22,00
LG5582 (Dayanıklı)	Kontrol		16,75	16,20	17,33	23,38	26,33
	MT2013			23,56	24,52	26,66	25,27
	HT2016			28,55	24,84	21,57	25,05
	LK2013			26,01	33,65	20,00	20,34
	SK2013	10,89		21,31	22,14	18,49	27,17
	LE2013			26,43	35,31	38,25	
	AE2003			26,43	36,27	26,01	11,29

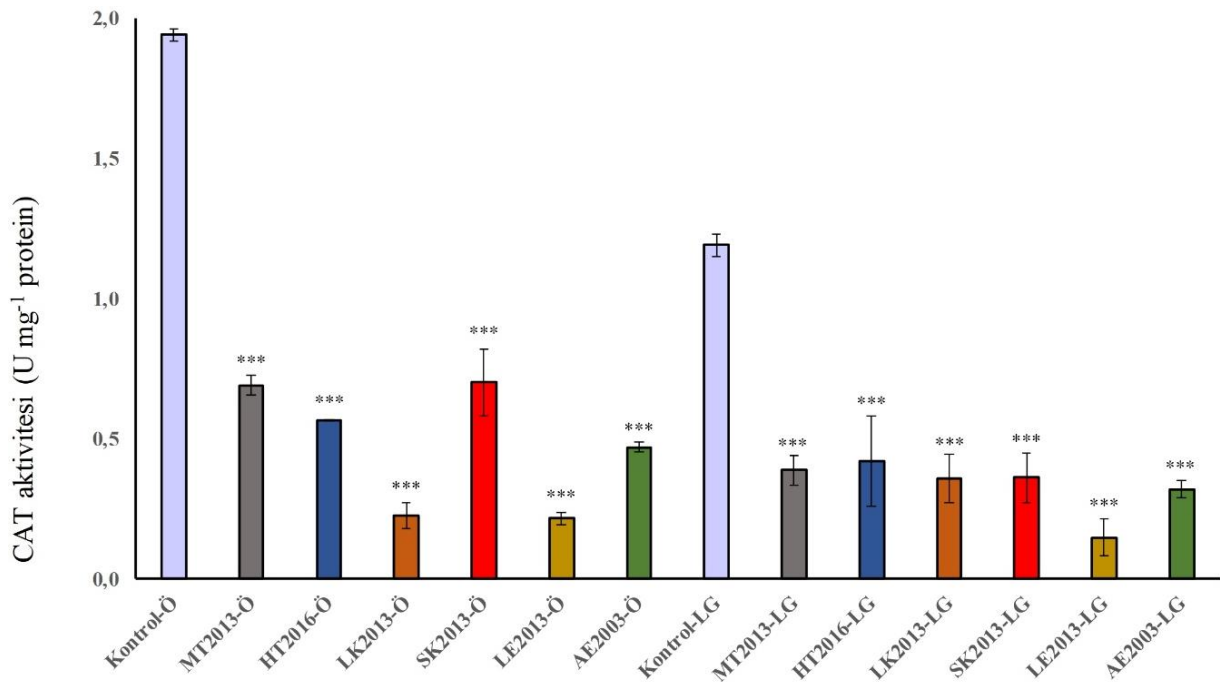
4.2.5. CAT aktivitesi ve izoenzimleri

Özdemirbey çeşidinin CAT aktivitesinin SK2013, MT2013, HT2016, AE2003, LK2013 ve LE2013’de sırasıyla %63,85, %64,42, %70,83, %75,76, %88,32 ve %88,85 azaldığı belirlenmiştir. Özdemirbey çeşidinde canavar otu enfeksiyonunun tüm bölge

ortalamaları değerlendirildiğinde ise CAT aktivitesinin kontrole oranla %75,34 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.15).

LG5582 çeşidinin CAT aktivitesinin HT2016, MT2013, SK2013, LK2013, AE2003 ve LE2013'de sırasıyla %64,77, %67,43, %69,70, %69,90, %73,14 ve %87,66 azaldığı belirlenmiştir. LG5582 çeşidinde kontrole oranla tüm bölgelerin CAT aktivitesinin %72,10 azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.15).

Ayçiçeği yapraklarında yapılan Native-PAGE çalışmasının sonucunda CAT enziminde Özdemirbey ve LG5582 çeşitlerinde CAT izoenzimleri belirlenememiştir.



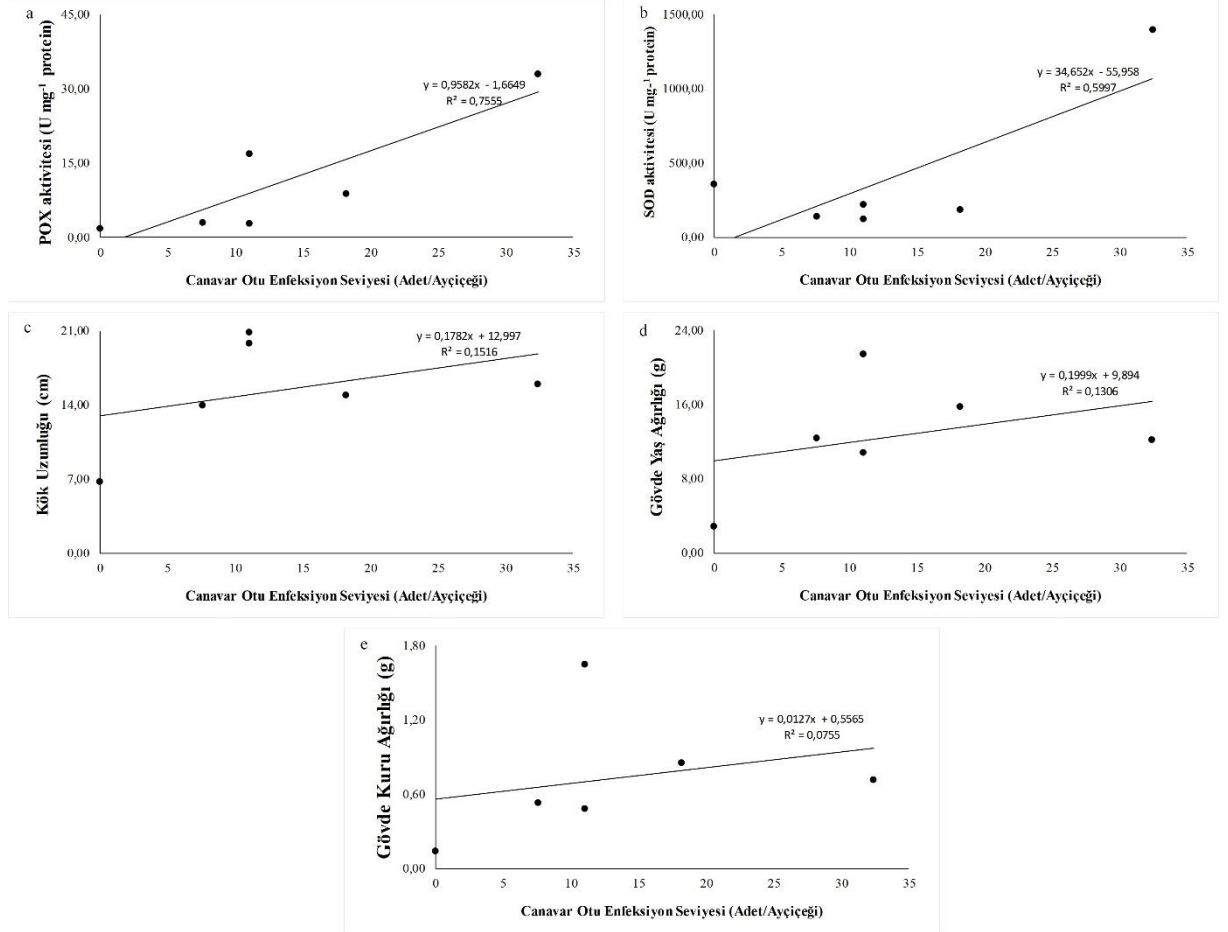
Şekil 4.15. Farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı (Ö: Özdemirbey) ve dayanıklı (LG: LG5582) ayçiçeği çeşitlerinin CAT aktivitesinde (U mg^{-1} protein) meydana getirdiği değişimler. Her iki çeşit kendi kontrol bitkilerine göre değerlendirilmiş ve sütunlar üzerinde bulunan yıldızlar istatistiksel olarak önemlilik düzeyini ifade etmektedir (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$).

4.3. Canavar Otu Enfeksiyon Seviyesinin Diğer Parametrelerle Olan Korelasyonu

4.3.1. Artış gösteren parametreler

Canavar otu enfeksiyon seviyesi arttıkça POX ve SOD aktivitesi, kök uzunluğu, gövde yaş ağırlığı, gövde kuru ağırlığında artışın meydana geldiği belirlenmiştir. Canavar otu enfeksiyon seviyesi ile korelasyon ilişkisine bakıldığında Pearson korelasyon katsayı

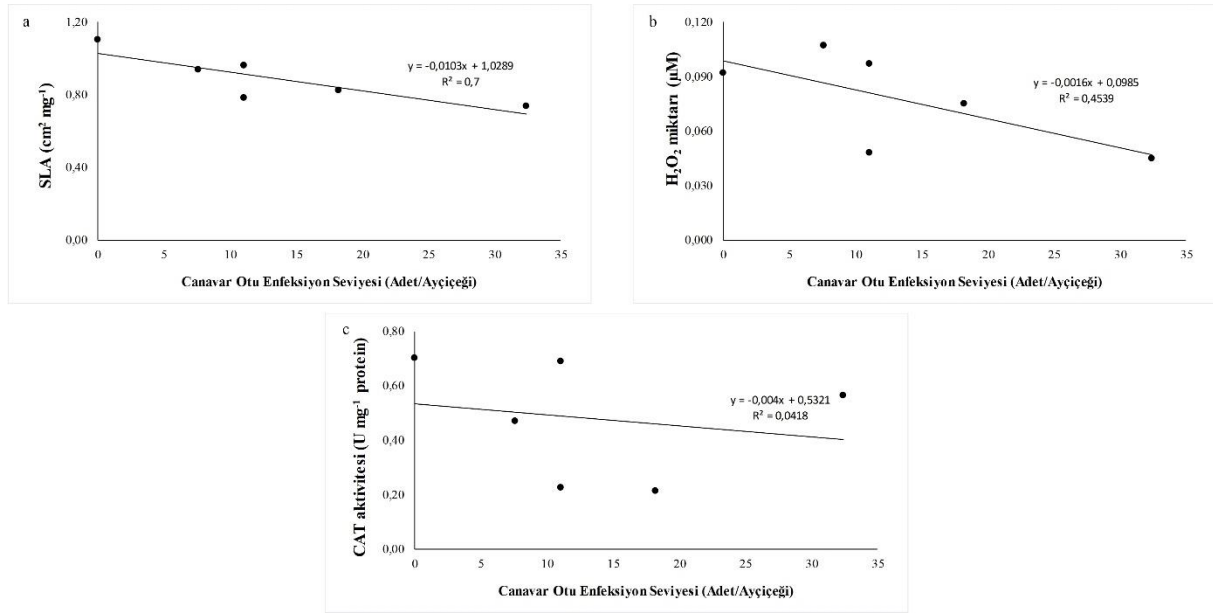
modeline göre, POX (R^2 : 0,7555) ile arasındaki ilişkinin yüksek, SOD (R^2 : 0,5997) ile arasında ilişkinin orta, kök uzunluğu (R^2 : 0,1516) ve gövde yaş ağırlığı (R^2 : 0,1306) ile arasındaki ilişkinin zayıf, gövde kuru ağırlığı (R^2 : 0,0755) ile arasındaki ilişkinin çok zayıf düzeyde olduğu belirlenmiştir (Şekil 4.16).



Şekil 4.16. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile Artış gösteren korelasyon grafikleri [a: POX aktivitesi (U mg⁻¹ protein), b: SOD aktivitesi (U mg⁻¹ protein), c: Kök Uzunluğu (cm), d: Gövde Yaş Ağırlığı (g), e: Gövde Kuru Ağırlığı (g)]

4.3.2. Azalış gösteren parametreler

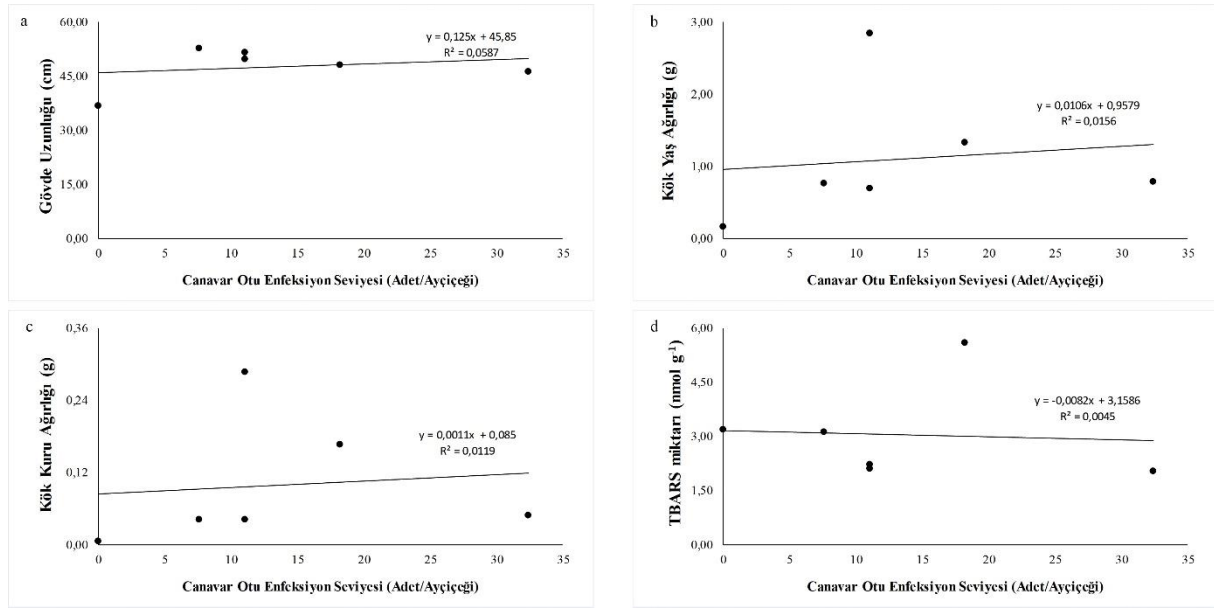
Canavar otu enfeksiyon seviyesi arttıkça SLA, H₂O₂ miktarı ve CAT aktivitesinde azalmanın meydana geldiği belirlenmiştir. Canavar otu enfeksiyon seviyesi ile korelasyon ilişkisine bakıldığında Pearson korelasyon katsayı modeline göre, SLA (R²: 0,7) ile arasındaki ilişkinin yüksek, H₂O₂ miktarı (R²: 0,4539) ile arasındaki ilişkinin zayıf, CAT aktivitesi (R²: 0,0418) ile arasındaki ilişkinin çok zayıf düzeyde olduğu belirlenmiştir (Şekil 4.17).



Şekil 4.17. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile azalış gösteren korelasyon grafikleri [a: SLA (cm² mg⁻¹), b: H₂O₂ miktarında (μM), c: CAT aktivitesi (U mg⁻¹ protein)]

4.3.3. Değişim göstermeyen parametreler

Canavar otu enfeksiyon seviyesi arttıkça gövde uzunluğu, kök yaş ağırlığı, kök kuru ağırlığı ve TBARS miktarında değişim olmadığı belirlenmiştir. Canavar otu enfeksiyon seviyesi ile korelasyon ilişkisine bakıldığında Pearson korelasyon katsayı modeline göre, gövde uzunluğu (R^2 : 0,0587) ile arasındaki, kök yaş ağırlığı (R^2 : 0,0156) ile arasındaki, kök kuru ağırlığı (R^2 : 0,0119) ile arasındaki, TBARS (R^2 : 0,0045) ile arasındaki ilişkinin çok zayıf düzeyde olduğu belirlenmiştir (Şekil 4.18).



Şekil 4.18. Canavar otu enfeksiyon seviyesi (Adet/Ayçiçeği) ile değişim göstermeyen korelasyon grafikleri [a: Gövde Uzunluğu (cm) b: Kök Yaş Ağırlığı (g), c: Kök Kuru Ağırlığı (g), d: TBARS miktarı (nmol g⁻¹)]

5. TARTIŞMA ve SONUÇ

Trakya bölgesinin farklı illerinden farklı zamanlarda toplanan canavar otu tohumlarının canavar otuna hassas Özdemirbey ve dirençli LG5582 ayçiçeği çeşitlerine ait tohumlarla beraber ekilmesini takiben canavar otu fidelerinin toprak yüzeyine çıktığı anda canavar otlarının ayçiçeğinde yaratmış olduğu enfeksiyon seviyesinde, ayçiçeği bitkilerinin morfolojik gelişiminde, biyokimyasal ve fizyolojik dengesinde farklı değişimler meydana gelmiştir (Çizelge 5.1). Canavar otu enfeksiyonunun, 2013 yılında Sofuhalil (SK2013) grubu hariç çalışmamızda seçilen duyarlı çeşitte meydana geldiği, en yüksek enfeksiyon seviyesinin ise 2016 yılında Hayrabolu'dan (HT2016) toplanan canavar otlarının meydana getirdiği saptanmıştır. Dayanıklı çeşitte yapılan incelemeler sonucunda canavar otu enfeksiyonunun Muratlı (MT2013) hariç meydana gelmediği belirlenmiştir. Ayçiçeği bitkilerinin morfolojik karakterleri incelendiğinde canavar otu enfeksiyonunun kontrol bitkilerine oranla tüm bölgelerden toplanan canavar otlarının duyarlı ve dayanıklı çeşitlerin her ikisinde de tüm büyüme parametreleri üzerine baskılayıcı bir etkisi olduğu saptanmıştır. En yüksek baskılanmanın kök yaş ve kuru ağırlığı üzerine meydana gelmesi dikkat çekicidir. SLA değeri incelendiğinde ise hem duyarlı hem de dayanıklı çeşitteki tüm gruplarda kontrole oranla artış olduğu saptanmıştır.

Çizelge 5.1. Canavar otu enfeksiyonunun kontrol bitkilerine oranla morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerde meydana getirdiği değişimler (↑: Artış; ↓: Azalış)

Parametreler	Özdemirbey (Duyarlı)						LG5582 (Dayanıklı)					
	MT2013	HT2016	LK2013	SK2013	LE2013	AE2003	MT2013	HT2016	LK2013	SK2013	LE2013	AE2003
Kök Uzunluğu	↑	↓	↑	↓	↓	↓	↑	↑	↓	↓	↓	↓
Gövde Uzunluğu	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Kök Yaş Ağırlığı	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Gövde Yaş Ağırlığı	↑	↓	↓	↓	↑	↓	↑	↑	↓	↓	↓	↓
Kök Kuru Ağırlığı	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓	↓	↓	↓
Gövde Kuru Ağırlığı	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓	↓	↓
SLA	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
TBARS Miktarı	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓	↑	↑	↓	↑	↑
H ₂ O ₂ Miktarı	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↑	↑
SOD Aktivitesi	↓	↑	↓	↑	↓	↓	↑	↑	↑	↑	↓	↑
POX Aktivitesi	↓	↑	↑	↓	↑	↓	↑	↑	↑	↑	↓	↑
CAT Aktivitesi	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓

Ayçiçeği yapraklarının ortalama TBARS miktarında kontrole oranla enfekte olan duyarlı çeşitte azalma meydana gelirken dayanıklı çeşitte ise artış olduğu saptanmıştır. Her iki çeşidin yaprak ortalama H₂O₂ içeriğinde azalma, SOD ve POX aktivitesinde artış, CAT

aktivitesinde tüm gruplarda anlamlı bir azalma meydana gelmiştir. HT2016 grubunda canavar otu ile enfekte olan duyarlı çeşidin köküne yapışan canavar otu miktarının diğer gruplara göre anlamlı bir şekilde daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu gruptaki ayçiçeği bitkilerinin diğer gruplara oranla en yüksek SOD ve POX aktivitesine sahip olduğu böylelikle SOD aracılığıyla oluşan H_2O_2 seviyesinin POX aktivitesiyle baskılandığı H_2O_2 ve TBARS seviyesinden gözlenmektedir. Ayrıca, CAT aktivitesinin H_2O_2 seviyesindeki azalmaya destek vermediği belirlenmiştir. Bu durum, Duyarlı çeşitte HT2016 canavar otlarına karşı antioksidan savunma sisteminin çalıştığını ancak canavar otuna dayanıklılık konusunda katkı sağlayamadığını söylenebilir. Ayçiçeği-canavar otu ilişkisi hakkındaki çalışmalarda genel olarak antioksidan savunma sistemiyle dayanıklılık arasında pozitif bir ilişki olduğu belirtilmektedir. Demirbaş ve Acar (2008), canavar otuna dirençli ayçiçeği çeşidinde yapışma sonrası ilk 5 günde SOD ve POX aktivitesinin arttığını, duyarlı ayçiçeği çeşidinde ise SOD aktivitesi artarken POX aktivitesinin artış göstermediğini, bu durumun duyarlılığa neden oluşturabileceğini belirtmişlerdir. Yang ve ark. (2017)'nin çalışmasında dirençli ve duyarlı ayçiçeği çeşitlerinde canavar otu inokülasyon sonucu köklerde SOD, POX, CAT, APX ve GR enzimlerinin aktivitelerinde önemli ölçüde artışın olduğunu tespit edilmiştir. Liu ve ark. (2017) tarafından, dirençli ve duyarlı ayçiçeği çeşitlerinde *S. sclerotiorum* inokülasyonu sonrasında SOD aktivitesinin arttığı belirlenmiştir.

Bu tez çalışmasında, canavar otu enfeksiyonu sonucunda duyarlı çeşitte 5 tane, dayanıklı çeşitte ise 6 tane SOD izoenzimi tespit edilmiştir. Duyarlı çeşitte Mn-SOD2 izoenzimi tespit edilemezken, dayanıklı çeşitte sadece LK2013 grubunda bu izoenzim belirlenmiştir. Duyarlı çeşitte Mn-SOD2 izoenziminin olmaması mitokondriyal solunumun baskılandığını göstermektedir. Bu durum, ayçiçeği bitkilerinde duyarlılığa neden olarak gösterilebilir. Duyarlı ve dayanıklı çeşitlerde toplam 6 farklı POX izoenzimi belirlenmiştir. Duyarlı çeşitte POX1 izoenzimi sadece LK2013'de, POX2 izoenzimi sadece HT2016 grubunda belirlenmiştir. Dayanıklı çeşitte POX2 izoenzimi sadece kontrol grubunda, POX1 ise sadece SK2013 grubunda belirlenirken, POX6 izoenzimi ise LE2013 hariç tüm gruplarda belirlenmiştir. Bu tez çalışmasında, SOD ve POX izoenzimleri her iki çeşitte de farklı seviyelerde belirlenmiş olmasına rağmen CAT izoenzimleri hiçbir grupta tespit edilememiştir. Bu durum, çalışmamızdaki CAT aktivitesinin çok düşük seviyede olması ile uyumludur. Literatürde, ayçiçeğinde çeşitli stres faktörlerinin etkisi altında antioksidan enzimlerin izoenzim seviyelerinde değişim olduğu belirlenmiştir. Anjana ve ark. (2007)'nin çalışmasında, *A.helianthi* mantarına dirençli ayçiçeği çeşidinde üç peroksidaz izoenzimi

(POX1, POX2, POX3) tespit edilmiş ve inokülasyondan sonra bu izoenzimlerin seviyesinin giderek arttığı, duyarlı çeşitte ise POX2 24 ve 48 saat sonra ifade olurken, POX3 inokülasyondan sonra sadece 24. saatte tespit edildiği belirtilmiştir. Fernández-Ocaña ve ark. (2011) tarafından, HA89 çeşidi ayçiçeğinde *P. halstedii* enfeksiyonu sırasında daha önce Cu/Zn-SOD olarak bildirilen iki yeni Mn-SOD izoenzimi olduğunu belirlemiştir. Özellikle mitokondriyal *Mn-SODI* geninin oluşabilecek oksidatif hasarı önlemek için olumsuz koşulların erken bir algılayıcısı olarak görev görebileceği belirtilmiştir. Yang ve ark. (2016)'nın çalışmasında duyarlı ayçiçeği çeşidinde *O. cumana* enfeksiyonunun ROT üretimini, antioksidan enzimlerin aktivitelerini, fenolik bileşikler ve lignin içeriğini arttırdığı belirlenmiştir. SA ön uygulamasına bırakılan tohumlardan gelişen fidelerin kontrol bitkilerine göre daha iyi bir gelişim sergilediği, *O. cumana* bitkilerin sayısında ve biyokütlesinde azalma olduğu saptanmıştır. SA ile muamele edilen ayçiçeği bitkilerinde H₂O₂ içeriğindeki artışın APX ve CAT enzimlerinin aktivitesinde meydana gelen azalmadan kaynaklandığı belirtilmiştir. Demirbaş ve Acar (2017) *P. ramosa* enfeksiyonu Arabidopsis bitkilerinin kök uzunluğu ve kuru ağırlığını azalttığı, POX ve APX aktivitelerini arttırdığı, enfeksiyon altındaki bitkilere dışarıdan NaCl uygulaması ile TBARS seviyesinde azalma olduğu, bu azalmanın SOD, POX, GR, CAT ve APX aktivitelerindeki artış ile gerçekleştiği ortaya konulmuştur. *A. thaliana* bitkisine NaCl uygulaması ile *P. ramosa* enfeksiyonuna karşı antioksidan savunma sisteminin tetiklendiği araştırmacılar tarafından vurgulanmıştır. Yang ve ark. (2017)'nin çalışmasında iTRAQ analiziyle ayçiçeği çeşitlerinde canavar otu enfeksiyonu sırasında 3500'den fazla protein tanımlanmıştır. Her iki çeşitte genel işlevler, translayon sonrası modifikasyon, enerji üretimi ve dönüşümü, karbonhidrat taşınımı ve metabolizması, sinyal iletimi ile ilişkin uyarılan proteinleri en çok temsil eden gruplar olduğu belirtilmiştir. Dirençli çeşitte inokülasyondan sonra parazitlerin tanınması, patojenezle ilişkili proteinlerin birikmesi, ligninin biyosentezi ve toksik metabolitlerin detoksifikasyonu ile ilişkin proteinler savunma ile ilgili olduğu belirtilmiştir. Duyarlı çeşitte ise inokülasyondan sonra bitki büyüme düzenleyicilerin biyosentezi ve sinyalleşmesinde görev alan proteinlerin bolluğu hassaslık ile ilişkilendirilmiştir. Her iki çeşitte de inokülasyon sonucu köklerde SOD, POX, CAT, APX ve GR enzimlerinin aktivitelerinde önemli ölçüde artışın olduğu tespit edilmiştir. POX ve APX enzimlerinin aktivitesinin artışı her iki çeşitte de aynı oranda artarken, duyarlı çeşidin SOD aktivitesinin artışı, dayanıklı çeşidin ise CAT ve GR aktivitelerinin artışının daha yüksek olduğu belirlenmiştir.

Sonuç olarak, farklı illerinden (Tekirdağ, Kırklareli, Edirne) farklı zamanlarda (2003-2016) toplanan canavar otlarının duyarlı ve dayanıklı ayçiçeği çeşitlerine ait bitkilerde neden olduğu morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerdeki etkisi ilk kez bu tez çalışmasıyla ortaya konulmuştur. Duyarlı çeşitte HT2016 grubu canavar otlarının yüksek oranda enfeksiyona neden olması, bu bölgeden toplanmış olan canavar otlarının yeni bir ırk olabileceğini düşündürmektedir. Ayrıca, AE2003 grubu canavar otu tohumlarıyla yapılan *in vitro* çimlendirme çalışmasında toplanmasından 15 yıl geçmesine rağmen bu tohumlar çimlendirilebilmiş ve *in vivo* çalışmada da bu tohumların ayçiçeğinde enfeksiyon yaratabileceği ortaya konmuştur. Dayanıklı çeşitte MT2013 grubunda düşük de olsa enfeksiyonun meydana gelmesi dikkat çekicidir. Ayçiçeği ıslah çalışmalarında Mn-SOD2 izoenziminin bulunması canavar otuna karşı dayanıklılıkta biyokimyasal bir seleksiyon kriteri olarak kullanılabilir. Bununla birlikte incelenen parametrelerde meydana gelen değişimlerin genetik temelli tartışılabilmesi için farklı bölgelerden toplanan canavar otlarının genetik farklılığın veya ırk tayininin yapılması elde edilen sonuçların ırk temelinde canavar otu kaynaklı hasarın belirlenmesine katkı sağlayacaktır.

6. KAYNAKLAR

- Abbes Z, Kharrat M, Chaibi W (2008). Seed Germination and Tubercle Development of *Orobanche foetida* and *Orobanche crenata* in Presence of Different Plant Species. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 3(2): 101.
- Akhtouch B, Muñoz-Ruz J, Melero-Vara JM, Ferná'ndez-Martínez JM, Domínguez J (2002). Inheritance of Resistance to Race F of Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Sunflower Lines of Different Origin. *Plant Breed* 121: 266-269.
- Akhtouch B, del Moral L, Leon A, Velasco L, Fernández-Martínez JM, Pérez-Vich B (2016). Genetic Study of Recessive Broomrape Resistance In Sunflower. *Euphytica*, 209(2): 419-428.
- Aksoy E, Pekcan V (2014). Dünyadaki Dağılımları, Zarar Verdiği Kültür Bitkileri, Yöresel İsimleri. *Canavar Otları (Orobanche spp., Phelipanche spp.) ve Mücadelesi*, Ed: Türktemel İ, Trakya Tarımsal Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Ankara, 11-14.
- Aly R (2013). Trafficking of Molecules Between Parasitic Plants and Their Hosts. *Weed Research*, 53: 231-241.
- Anjana G, Kini KR, Shetty HS, Prakash HS (2007). Differential Expression of Sunflower Peroxidase Isoforms and Transcripts During Necrotrophic Interaction with *Alternaria helianthi*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54(4): 579–583.
- Antonova TS, TerBorg SJ (1996). The Role of Peroxidase in the Resistance of Sunflower Against *Orobanche cumana* in Russia. *Weed Research*, 36(2): 113-121.
- Arora D, Bhatla SC (2017). Melatonin and Nitric Oxide Regulate Sunflower Seedling Growth Under Salt Stress Accompanying Differential Expression of Cu/Zn SOD and Mn SOD. *Free Radical Biology and Medicine*, 106: 315-328.
- Beauchamp C, Fridovich I (1971). Superoxide Dismutase: Improved Assay and Applicable to Acrylamid Gels. *Analytical biochemistry*, 44, 276-287.
- Becard G, Roux C, Sejalón-Delmas N, Puech V, Roy S (2012). Modulators of the development of mycorrhizal fungi with arbuscules, and uses thereof. U.S. Patent No. 8,101,171. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.
- Bergmeyer N (1970). *Methoden Der Enzymatischen Analyse*, Vol:1, Akademie Verlag, Berlin Pp: 636-647.
- Bernt E, Bergmeyer HU (1974). Inorganic Peroxides. In: Bergmeyer HU. (Ed.) *Methods of Enzymatic Analysis*. Academic Press, 2246–2248.
- Bilgen BB (2018). An Optimized PCR Protocol with Newly Designed Primers for Reliable Molecular Selection of High Oleic Type Sunflower. *Mediterranean Agricultural Sciences*, 31(1): 55-60.
- Bilgen BB, Daneshvar S, Evci G, Pekcan V, Yılmaz Mİ, Kaya Y (2018). Determination of High Oleic Type and Broomrape Resistant Sunflower Hybrids By DNA Markers. *Ekin Journal of Crop Breeding and Genetics*, 4(1): 22-30.
- Bradford MM (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): 248-254.

- Brahmi I, Mabrouk Y, Brun G, Delavault P, Belhadj O, Simier P (2016). Phenotypical and Biochemical Characterisation of Resistance for Parasitic Weed (*Orobancha foetida* Poir.) in Radiation-Mutagenised Mutants of Chickpea. Pest Management Science, 72(12): 2330-2338.
- Büyük İ, Soydam-Aydın S, Aras S (2012). Bitkilerin Stres Koşullarına Verdiği Moleküler Cevaplar. Turkish Bulletin of Hygiene & Experimental Biology/Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji, 69(2): 97-110.
- Castillejo MA, Amiour N, Dumas-Gaudot E, Rubiales D, Jorrín JV (2004). A Proteomic Approach to Studying Plant Response to Crenate Broomrape (*Orobancha crenata*) in Pea (*Pisum sativum*). Phytochemistry, 65(12): 1817-1828.
- Chen J, Xue QH, McErlean CSP, Zhi JH, Ma YQ, Jia XT, Zhang M, Ye XX (2016). Biocontrol Potential of the Antagonistic Microorganism *Streptomyces enissocaesilis* Against *Orobancha cumana*. BioControl, 61(6): 781-791.
- Cochavi A, Rapaport T, Gendler T, Karnieli A, Eizenberg H, Rachmilevitch S and Ephrath JE (2017). Recognition of *Orobancha cumana* Below-Ground Parasitism Through Physiological and Hyper Spectral Measurements in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). Frontiers in Plant Science, 8:909.
- Corpas FJ, Gupta DK, Palma JM (2015). Production Sites of Reactive Oxygen Species (ROS) in Organelles from Plant Cells. Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress, Ed: Gupta DK, Palma JM, Corpas FJ. Germany: Springer, 1-22.
- Darvishzadeh R (2016). Genetic Variability, Structure Analysis, and Association Mapping of Resistance to Broomrape (*Orobancha aegyptiaca* Pers.) in Tobacco. Journal of Agricultural Science and Technology, 18(5): 1419-1429.
- Davey MW, Montagu MV, Inzé D (2002). Ascorbate Metabolism and Stress. Oxidative Stress in Plants, Ed: Inzé D, Montagu MV, Taylor and Francis, London and New York, 1-39.
- Delavault, P (2015). Knowing The Parasite: Biology And Genetics Of *Orobancha*. Helia, 38(62): 15-29.
- Demidchik V (2015). Mechanisms of Oxidative Stress in Plants: From Classical Chemistry to Cell Biology. Environmental and Experimental Botany, 109:212-228.
- Demirbaş S (2011) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Bitkisinde *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel Parazitinin ve Tuz Stresinin Neden Olduğu Fizyolojik, Biyokimyasal ve Gen İfadesi Düzeyindeki Değişimlerin Araştırılması. Doktora Tezi, Çanakkale Onsekiz Mart Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Çanakkale.
- Demirbaş S, Acar O (2008). Superoxide Dismutase and Peroxidase Activities from Antioxidative Enzymes in *Helianthus annuus* L. Roots during *Orobancha cumana* Wallr. Penetration. Fresenius Environmental Bulletin , 17 (8a): 1038-1044.
- Demirbas S, Vlachonasios KE, Acar O, Kaldis A (2013). The Effect of Salt Stress on *Arabidopsis thaliana* and *Phelipanche ramosa* Interaction. Weed Research, 53: 452-460.

- Demirbaş S, Acar O (2017). Physiological and Biochemical Defense Reactions of *Arabidopsis thaliana* to *Phelipanche ramosa* Infection And Salt Stress. *Fresenius Environmental Bulletin*, 26(3): 2277-2284.
- Dietz KJ, Türkan I, Krieger-Liszkay A (2016). Redox and Reactive Oxygen Species Dependent Signaling Into and Out of the Photosynthesizing Chloroplast. *Plant Physiology*, 171(3): 1541-1550.
- Echevarría-Zomeño S, Pérez-de-Luque A, Jorrín J, Maldonado AM (2006). Pre-haustorial Resistance to Broomrape (*Orobancha cumana*) in Sunflower (*Helianthus annuus*): Cytochemical Studies. *Journal of Experimental Botany*, 57(15): 4189-4200.
- Ergen Y, Sağlam C (2005). Bazı Çerezlik Ayçiçeği (*Helianthus annuus* L.) Çeşitlerinin Tekirdağ Koşullarında Verim ve Verim Unsurları. *Tekirdağ Ziraat Fakültesi Dergisi*, 2(3): 221-227.
- Evcı G, Sezer N, Pekcan V, Yılmaz MI, Kaya Y (2011). Broomrape Control in Sunflower Production in Turkey. *Basic Articles*, 314: 111-117.
- FAO (2018) <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (Erişim tarihi 15.01.2018)
- Fernández-Aparicio M, Westwood JH, Rubiales D (2011). Agronomic, Breeding, and Biotechnological Approaches to Parasitic Plant Management Through Manipulation of Germination Stimulant Levels in Agricultural Soils. *Botany*, 89: 813-826.
- Fernández-Luqueño F, López-Valdez F, Miranda-Arámbula M, Rosas-Morales M, Pariona N, Espinoza-Zapata R (2014). An Introduction to the Sunflower Crop. *Sunflowers Growth and Development, Environmental Influences and Pests/Diseases*, Ed: Arribas JJ, Nova Science Publishers, Inc., New York, USA, 1-18.
- Fernández-Ocaña A, Chaki M, Luque F, Gómez-Rodríguez MV, Carreras A, Valderrama R, Begera-Morales JC, Hernández LE, Corpas FJ, Barroso JB (2011). Functional Analysis of Superoxide Dismutases (SODs) in Sunflower Under Biotic and Abiotic Stress Conditions. Identification of Two New Genes of Mitochondrial Mn-SOD. *Journal of Plant Physiology*, 168(11): 1303-1308.
- Frugoli JA, Zhong HH, Nuccio ML, McCourt P, McPeck MA, Thomas TL, McClung CR (1996). Catalase is Encoded by a Multigene Family in *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. *Plant Physiology*, 112(1): 327-336.
- Garg N, Manchanda G (2009). ROS Generation in Plants: Boon or Bane? *Plant Biosystems*, 143(1): 81-96.
- Gill SS, Tuteja N (2010). Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12): 909-930.
- Giannopolities N, Ries SK (1977). Superoxide Dismutase Occurance in Higher Plants. *Plant Physiol*, 59: 309-314.
- Goldwasser Y, Hershenhorn J, Plakhine D, Kleifeld Y, Rubin B (1999). Biochemical Factors Involved in Vetch Resistance to *Orobancha aegyptiaca*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 54(3): 87-96.

- Gül V, Öztürk E, Polat T (2017). Yağlık Ayçiçeği Tanelerinin Bazı Karakteristik Özelliklerinin Belirlenmesi. Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi, 48(2): 81-85.
- Habimana S, Nduwumuremyi A, Chinama R. JD (2014). Management of *Orobanche* in Field Crops- A Review. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 14(1): 43-62.
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Anee TI, Fujita M (2017). Glutathione In Plants: Biosynthesis and Physiological Role in Environmental Stress Tolerance. Physiology and Molecular Biology of Plants, 23(2): 1-20.
- Honiges A, Sirbu V, Rahota D, Luca CM, Pallag A (2016). Biochemical Study of *Helianthus annuus* L. Exudate, Related to *Orobanche cumana* Wallr. Germination Inhibitors. Biological Control, 67(12):2460-2463.
- Iasur Kruh L, Lahav T, Abu-Nassar J, Achdari G, Salami R, Freilich S, Aly R (2017). Host-Parasite-Bacteria Triangle: the Microbiome of the Parasitic Weed *Phelipanche aegyptiaca* and Tomato-*Solanum lycopersicum* (Mill.) as a host. Frontiers in Plant Science, 8: 269.
- Imerovski I, Dimitrijević A, Miladinović D, Dedić B, Jocić S, Tubić NK, Cvejić S (2016). Mapping of a New Gene for Resistance to Broomrape Races Higher than F. Euphytica, 209(2): 281-289.
- Inupakutika MA, Sengupta S, Devireddy AR, Azad RK, Mittler R (2016). The Evolution of Reactive Oxygen Species Metabolism. Journal of Experimental Botany, 67(21): 5933-5943.
- Jacob S, Dietz KJ (2009) Systematic Analysis of Superoxide-Dependent Signaling in Plant Cells: Usefulness and Specificity of Methyl Viologen Application. Plant Stress Biology, Ed: Hirt H. Germany, 179-196.
- Jocić S, Miladinović D, Kaya Y (2015). Breeding and Genetics of Sunflower. Sunflower Chemistry, Production, Processing, and Utilization, Ed: Martínez-Force E, Dunford NT, Salas JJ, Elsevier, USA, 1-26.
- Joel DM (2013a) The Haustorium and the Life Cycles of Parasitic *Orobanchaceae*. Parasitic *Orobanchaceae*: Parasitic Mechanisms and Control Strategies, Ed: Joel DM, Gressel J, Musselman LJ, Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 21-23.
- Joel DM (2013b). Functional Structure of the Mature Haustorium. Parasitic *Orobanchaceae*: Parasitic Mechanisms and Control Strategies, Ed: Joel DM, Gressel J, Musselman LJ, Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 25-60.
- Jones HG, Jones MB (1989). Introduction: Some Terminology and Common Mechanisms. Plants Under Stress, Ed: Jones HG, Flowers TJ, Jones MB, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1-10.
- Kanner J, Kinsella JE (1983). Lipid Deterioration Initiated by Phagocytic Cells in Muscle Foods: Beta-carotene Destruction of A Myeloperoxidase-Hydrogen Peroxide-Halide System. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 31(2): 370-376.
- Karimmojeni H, Ehtemam MH, Javadimoghadam S, Shahbazi S, Bazrafshan AH (2017). Egyptian Broomrape (*Phelipanche aegyptiaca*) Response to Silicon Nutrition in

- Tomato (*Solanum lycopersicum* L.). Archives of Agronomy and Soil Science, 63(5): 612-618.
- Kaya Y, Evci G, Pekcan V, Gucer T (2004) Determining New Broomrape-Infested Areas, Resistant Lines and Hybrids in Trakya Region of Turkey. Helia, 27: 211-218.
- Kaya Y (2014). Current situation of sunflower broomrape around the world. In Third International Symposium on Broomrape (*Orobanch* spp.) in Sunflower. 9-18, Spain
- Ketenoglu O, Obalı O, Kurt L, Güney K, Tuğ GH, Geven F, Bingöl Ü, Körüklü T (2011). Ekonomik Bitkiler. Palme Yayıncılık, 259s, Ankara.
- Kgosi RL, Zwanenburg B, Mwakaboko AS, Murdoch AJ (2012). Strigolactone Analogues Induce Suicidal Seed Germination of *Striga* spp. in Soil. Weed Research, 52(3): 197-203.
- Labrousse P, Arnaud MC, Serieys H, Bervillé A, Thalouarn P (2001). Several Mechanisms are Involved in Resistance of *Helianthus* to *Orobancha cumana* Wallr. Annals of Botany, 88: 859-868.
- Laemmli UK (1970). Cleavage of Structural Proteins During The Assembly of the Head of Bacteriophage T4. Nature, 227: 680-685.
- Letousey P, De Zélicourt A, Vieira Dos Santos C, Thoiron S, Monteau F, Simier P, Thalouarn P, Delavault P (2007). Molecular Analysis of Resistance Mechanisms to *Orobancha cumana* in Sunflower. Plant Pathology, 56: 536-546.
- Levine A (2004). Production of Reactive Oxygen Species in Plants During Perception of Invading Organisms, COST Action 849, WG1+WG3 Workshop, Parasitic Plant Management in Sustainable Agriculture Meeting on Mechanisms of Susceptibility and Resistance in Parasitic Angiosperm-Host Symbioses: A Comparative Approach, Wageningen, The Netherlands, 9.
- Levitt J (1980). Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, 497s, New York, USA.
- Liu J, Zhang Y, Meng Q, Shi F, Ma L, Li Y (2017). Physiological and Biochemical Responses in Sunflower Leaves Infected by *Sclerotinia sclerotiorum*. Physiological and Molecular Plant Pathology, 100: 41-48.
- Louarn J, Boniface M-C, Pouilly N, Velasco L, Pérez-Vich B, Vincourt P and Muños S (2016) Sunflower Resistance to Broomrape (*Orobancha cumana*) Is Controlled by Specific QTLs for Different Parasitism Stages. Frontiers in Plant Science, 7: 590.
- Mabrouk Y, Mejri S, Hemissi I, Belhadj O (2016). Biochemical Analysis of Induced Resistance in Chickpea Against Broomrape (*Orobancha foetida*) by Rhizobia Inoculation. Phytopathologia Mediterranea, 55(1): 54-61.
- Madhava Rao KV, Stresty TVS (2000). Antioksidative Parameters in the Seedlings of Pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in Response to Zn and Ni Stresses. Plant Science, 157: 113-128.
- Maruta T, Sawa Y, Shigeoka S, Ishikawa T (2016). Diversity and Evolution of Ascorbate Peroxidase Functions in Chloroplasts: More Than Just a Classical Antioxidant

- Enzyme? Plant and Cell Physiology, 57(7): 1377-1386.
- Marzec M (2016). Perception and Signaling of Strigolactones. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1260.
- Matusova R, Rani K, Verstappen FW, Franssen MC, Beale MH, Bouwmeester HJ (2005). The Strigolactone Germination Stimulants of the Plant-Parasitic *Striga* and *Orobanch* spp. are Derived from the Carotenoid Pathway. *Plant Physiology*, 139(2): 920-934.
- Mishra S, Upadhyay S, Shukla RK (2017). The Role of Strigolactones and Their Potential Cross-talk under Hostile Ecological Conditions in Plants. *Frontiers in Physiology*, 7: 691.
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. (2004). Reactive Oxygen Gene Network of Plants. *Trends In Plant Science*, 9(10): 490-498.
- Mor A, Mayer AM, Levine A (2008). Possible Peroxidase Functions in the Interaction Between the Parasitic Plant, *Orobanch* *aegyptiaca*, and its host, *Arabidopsis thaliana*. *Weed Biology and Management*, 8: 1-10.
- Nickrent DL, Duff JR, Colwell AE, Wolfe AD, Young ND, Steiner KE, dePamphilis CW (1998). Molecular Phylogenetic and Evolutionary Studies of Parasitic Plants. *Molecular Systematics of Plants II DNA Sequencing*, Ed: Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ, Springer Science Business Media, New York, ABD, 211-241.
- Noctor G, Gomez L, Vanacker H, Foyer CH (2002). Interactions Between Biosynthesis, Compartmentation and Transport in the Control of Glutathione Homeostasis and Signalling. *Journal of Experimental Botany*, 53(372): 1283-1304.
- Noctor G, Lelarge-Trouverie C, Mhamdi A. (2015). The Metabolomics of Oxidative Stress. *Phytochemistry*, 112: 33-53.
- Ortiz-Bustos CM, Pérez-Bueno ML, Barón M, Molinero-Ruiz L (2016). Fluorescence Imaging in the Red and Far-Red Region during Growth of Sunflower Plantlets. Diagnosis of the Early Infection by the Parasite *Orobanch* *cumana*. *Frontiers in Plant Science*, 7: 884.
- Ortiz-Bustos CM, Pérez-Bueno ML, Barón M and Molinero-Ruiz L (2017). Use of Blue-Green Fluorescence and Thermal Imaging in the Early Detection of Sunflower Infection by the Root Parasitic Weed *Orobanch* *cumana* Wallr. *Frontiers in Plant Science*, 8: 833.
- Ota Y, Ario T, Hayashi K, Nakagawa T, Hattori T, Maeshima M, Asahi T (1992). Tissue-Specific Isoforms of Catalase Subunits in Castor Bean Seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 33(3): 225-232.
- Palomo PJ, López-Valbuena R, Tena M (1999). Sunflower (*Helianthus annuus*) Variability in Antioxidant Enzyme Defenses. *Free Radical Research*, 31: 227-233.
- Parker C (2013). The Parasitic Weeds of the *Orobanchaceae*. *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic Mechanisms and Control Strategies*, Ed: Joel DM, Gressel J, Musselman LJ, Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 313-344.
- Passardi F, Cosio C, Penel C, Dunand C (2005). Peroxidases have More Functions than a

Swiss Army Knife. *Plant Cell Reports*, 24(5): 255-265.

- Pérez-de-Luque A, Jorrín J, Cubero JI, Rubiales D (2005). *Orobanche crenata* Resistance and Avoidance in Pea (*Pisum* spp.) Operate at Different Developmental Stages of the Parasite. *Weed Research*, 45(5): 379-387.
- Pérez-de-Luque A, Lozano M D, Cubero JI, González-Melendi P, Risueño MC, Rubiales D (2006). Mucilage Production During the Incompatible Interaction Between *Orobanche crenata* and *Vicia sativa*. *Journal of Experimental Botany*, 57(4): 931-942.
- Pérez-de-Luque A, Moreno MT, Rubiales D (2008). Host Plant Resistance Against Broomrapes (*Orobanche* spp.): Defence Reactions and Mechanisms of Resistance. *Annals of Applied Biology*, 152(2): 131-141.
- Pérez-de-Luque A, Fondevilla S, Pérez-Vich B, Aly R, Thoiron S, Simier P, Castillejo MA, Fernández Martínez JM, Jorrín J, Rubiales D, Delavault P (2009). Understanding *Orobanche* and *Phelipanche*–Host Plant Interactions and Developing Resistance. *Weed Research*, 49(s1): 8-22
- Pérez-Vich B, Velasco L, Rich PJ, Ejeta G (2013). Marker-Assisted and Physiology-Based Breeding for Resistance to Root Parasitic *Orobanchaceae*. *Parasitic Mechanisms and Control Strategies*, Ed: Joel DM, Gressel J, Musselman LJ, Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 369-391.
- Perl-Treves R, Perl A (2002). Oxidative Stress: An Introduction. *Oxidative Stress in Plants*, Ed: Inzé D, Montagu MV, Taylor and Francis, London and New York, 1-39.
- Prasad MSL, Sujatha M, Alivelu K, Sujatha K (2017). Sources of Resistance To Alternariaster Leaf Blight in Sunflower pre-breeding Lines Derived From Interspecific Crosses and Wild *Helianthus* Species. *Crop Protection*, 92:70-78.
- Reizelman-Lucascen A (2003). Synthesis and Function of Germination Stimulants for Seed of Parasitic Weeds *Striga* and *Orobanche* spp., (Doktora tezi), Nijmegen University Organic Chemistry Department, The Netherlands.
- Rodríguez-Ojeda MI, Fernández-Escobar J, Alonso LC (2001) Sunflower Inbred Line (KI-374) Carrying Two Recessive Genes for Resistance Against a Highly Virulent Spanish Population of *Orobanche cernua* Loefl./*O. cumana* Wallr. Race “F”. Ed: Fer A, Thalouarn P, Joel D, Musselman LJ, Parker C, Verkleij JAC Proceedings of the 7th international parasitic weed symposium. University of Nantes, France, pp 208-211
- Rodríguez-Ojeda MI, Pineda-Martos R, Alonso LC, Fernández-Martínez JM, Velasco L, Fernández-Escobar J, Pérez-Vich B (2014). Genetic Studies in Sunflower Broomrape. *Helia*, 37(61): 151-159.
- Rubiales D, Rojas-Molina MM, Sillero JC (2016.) Characterization of Resistance Mechanisms in Faba Bean (*Vicia faba*) Against Broomrape Species (*Orobanche* and *Phelipanche* spp.). *Frontiers in Plant Science*, 7: 1747.
- Saed-Moucheshi A, Shekoofa A, Pessarakli M (2014). Reactive Oxygen Species (ROS) Generation and Detoxifying in Plants. *Journal of Plant Nutrition*, 37(10): 1573-1585.
- Sairam RK, Singh DV, Srivastava GC (2003). Changes in Activities of Antioxidant Enzymes in Sunflower Leaves of Different Ages. *Biologia Plantarum*, 47(1): 61-66.

- Screpanti C, Fonné-Pfister R, Lumbroso A, Rendine S, Lachia M, De Mesmaeker A (2016). Strigolactone Derivatives for Potential Crop Enhancement Applications. *Bioorganic & medicinal chemistry letters*, 26(10): 2392-2400.
- Seevers PM, Daly JM, Catedral FF (1971). The Role of Peroxidase Isozymes in Resistance to Wheat Stem Rust Disease. *Plant Physiology*, 48(3): 353-360.
- Semerçi A, Kaya Y, Sahin I, Citak N (2011). Evaluation of the Changes in the Cost Factors of Sunflower Produced in Thrace on the Basis of the Provinces in the Research Field and of the Sizes of Enterprise. *Helia*, 34(54): 147-158.
- Sharma P, Jha AB, Dubey RS, Pessarakli M (2012). Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants Under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, 1-26.
- Smirnoff N (2005). Ascorbate, Tocopherol and Carotenoids: Metabolism, Pathway Engineering and Functions. *Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants*, Ed: Smirnoff N, Blackwell Publishing Ltd, Printed and bound in India by Gopsons Papers Ltd, Noida, 53-86.
- Şestacova T, Giscă I, Cucereavîi A, Port A, Duca M (2016). Expression of Defence-Related Genes in Sunflower Infected with Broomrape. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 30(4): 685-691.
- Taiz L, Zeiger E (2002). Stress Physiology (Chapter 25), Third Edition *Plant Physiology*, Sunderland: Sinauer Associates, 591-623.
- Takagi K, Okazawa A, Wada Y, Mongkolchaiyaphruek A, Fukusaki E, Yoneyama K, Takeuchi Y, Kobayashi A (2009). Unique Phytochrome Responses of the Holoparasitic Plant *Orobancha minor*, *New Phytologist*, 182(4): 965-74.
- Thorogood CJ, Rumsey FJ, Hiscock SJ (2009). Host-specific Races in the Holoparasitic Angiosperm *Orobancha minor*: Implications for Speciation in Parasitic Plants. *Annals of Botany*, 103: 1005-1014.
- Timko MP, Scholes JD (2013). Host Reaction to Attack by Root Parasitic Plants. *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic Mechanisms and Control Strategies*, Ed: Joel DM, Gressel J, Musselman LJ, Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 115-141.
- Torun AA, Erdem H, Torun MB (2017). Ayçiçeği Genotiplerinin Demir Noksanlığına Karşı Tolerans Düzeylerinin Belirlenmesi. *Turkish Journal of Agriculture-Food Science and Technology*, 5(11): 1323-1329.
- Trabelsi I, Yoneyama K, Abbes Z, Amri M, Xie X, Kisugi T, Kim HL, Kharrat, M, Yoneyama K (2017). Characterization of strigolactones Produced by *Orobancha foetida* and *Orobancha crenata* Resistant Faba Bean (*Vicia faba* L.) Genotypes and Effects of Phosphorous, Nitrogen, and Potassium Deficiencies on Strigolactone Production. *South African Journal of Botany*, 108: 15-22.
- TÜİK (2018) http://www.tuik.gov.tr/PreIstatistikTablo.do?istab_id=1562 (Erişim tarihi 15.01.2018)
- Uzilday B, Ozgur R, Sekmen AH, Turkan I (2015). Redox Regulation and Antioxidant Defence During Abiotic Stress: What Have We Learned from Arabidopsis and Its

- Relatives? Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress, Ed: Gupta DK, Palma JM, Corpas FJ. Germany: Springer, 83-114.
- Veronesi C, Bonnin E, Calvez S, Thalouarn P, Simier P (2007). Activity of Secreted Cell Wall-Modifying Enzymes and Expression of Peroxidase-Encoding Gene Following Germination of *Orobancha ramosa*. *Biologia Plantarum*, 51(2): 391-394.
- Vieira Dos Santos C, Letousey P, Delavault P, Thalouarn P (2003). Defense Gene Expression Analysis of *Arabidopsis thaliana* Parasitized by *Orobancha ramosa*. *Phytopathology*, 93: 451-457.
- Vrânceanu AV, Tudor VA, Stoenescu FM, Pirvu N (1980) Virulence Groups of *Orobancha cumana* Wallr., Differential Hosts and Resistance Source Genes in Sunflower. Ed: International Sunflower Association, Proceedings of the 9th international sunflower conference. LH/VPO, Torremolinos, Spain, pp 74-82.
- Westwood JH, Yoder JI, Timko MP, dePamphilis CW (2010). The Evolution of Parasitism in Plants. *Trends in Plant Science*, 15(4): 227-235.
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG (1999). Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies. *The New Phytologist*, 143(1): 155-162.
- Woodbury W, Spencer AK, Stahmann MA (1971). An improved Procedure Using Ferricyanide for Detecting Catalase Isozymes. *Analytical Biochemistry*, 44(1): 301-305.
- Xie X, Yoneyama K, Kusumoto D, Yamada Y, Yokota T, Takeuchi Y, Yoneyama K (2008). Isolation and Identification of Alectrol as (+)-Orobanchyl Acetate, a Germination Stimulant for Root Parasitic Plants. *Phytochemistry*, 69: 427-431.
- Yang C, Hu LY, Ali B, Islam F, Bai QJ, Yun XP, Yoneyama K, Zhou WJ (2016). Seed Treatment with Salicylic Acid Invokes Defence Mechanism of *Helianthus annuus* against *Orobancha cumana*. *Annals of Applied Biology*, 169(3):408-422.
- Yang C, Xu L, Zhang N, Islam F, Song W, Hu L, Liu D, Xie X, Zhou, W. (2017). iTRAQ-Based Proteomics of Sunflower Cultivars Differing in Resistance to Parasitic Weed *Orobancha cumana*. *Proteomics*, 17: 1700009.
- Ye X, Zhang M, Dong S, Ma Y (2017). Conditioning Duration and Agents Involved in broomrape seeds responding to germination stimulants. *Plant Growth Regulation*, 81(2): 221-230.
- Yoder JI, Scholes JD (2010). Host Plant Resistance to Parasitic Weeds; Recent Progress and Bottlenecks. *Current Opinion in Plant Biology*, 13: 478-484.
- Zare G (2012) Türkiye Orobancha L. (*Orobanchaceae*) Cinsinin Taksonomik Revizyonu, İran Taksonları ile İlişkisi ve Moleküler Filogenisi. Doktora Tezi, Hacettepe Fen Bilimleri Enstitüsü, Beytepe, Ankara.
- Zwanenburg B, Pospíšil T, Zeljković SC (2016). Strigolactones: New Plant Hormones in Action. *Planta*, 243(6): 1311-1326.

ÖZGEÇMİŞ

Fatih ÜDER, 1990 yılında Kocaeli'nin Gölcük ilçesinde ailenin 3. çocuğu olarak dünyaya geldi. İlk, orta ve lise öğrenimini aynı ilçede tamamladı. 2010 yılında Namık Kemal Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümünü kazandı. Lisans eğitiminde bir yıl İngilizce hazırlık eğitimi alarak, 2015 yılında onur derecesi ile Ziraat Mühendisi unvanını alarak mezun oldu. T.C. Gıda Tarım ve Hayvancılık Bakanlığı, Çayırova Tohum Sertifikasyon Test Müdürlüğü, Gebze/Kocaeli'de staj yaptı. 2015 yılında Namık Kemal Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalında yüksek lisans eğitimine başladı. Yüksek lisans eğitimi sırasında yapmış olduğu çalışmalarla çeşitli ulusal ve uluslararası kongrelere katıldı.

