

T. C.  
İSTANBUL ÜNİVERSİTESİ  
FEN BİLİMLERİ  
ENSTİTÜSÜ

*HELIANTHUS ANNUUS* FİDELERİNDE  
SEKUENSİYEL SENESENSİN İNCELENMESİ

YÜKSEK LİSANS TEZİ  
Biyoloji Anabilim Dalı, Bitki Fizyolojisi Programı

Serap SAĞLAM

Danışman : Prof. Dr. Yener OKATAN

Eylül - 1989

## TEŞEKKÜR

Bu tezin hazırlanmasında, değerli düşünceleriyle bana yön ve destek veren danışmanım, Prof.Dr.Yener OKATAN'a teşekkürü bir borç bilirim.

Ayrıca, deneysel çalışmalarım sırasında ilgilerini ve kıymetli fikirlerini esirgemeyen Prof.Dr.Metin BARA'ya; bilgilerinden çok yararlandığım Prof.Dr.Nurten ÖNDER'e, Prof.Dr. Semahat YENTÜR'e ve Prof.Dr.Narçin ÜNSAL'a teşekkürlerimi sunarım.

SERAP SAĞLAM  
1989

## İ Ç İ N D - E K İ L E R

|                                                                                          | <u>Sayfa</u> |
|------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|
| I. GİRİŞ                                                                                 | 1            |
| I.1. SENESENSİN TANIMI                                                                   | 1            |
| I.2. SENESENS SIRASINDA MEYDANA GELEN DEĞİŞİMLER                                         | 2            |
| I.2.1. Yapısal Değişimler                                                                | 2            |
| I.2.2. Biyokimyasal Değişimler                                                           | 3            |
| I.2.3. Metabolik Değişimler                                                              | 4            |
| I.4. SENESENSİ KONTROL EDEN FAKTÖRLER                                                    | 5            |
| I.4.1. İç Faktörler                                                                      | 5            |
| I.4.2. Dış Faktörler                                                                     | 7            |
| I.5. SENESENSİN MEYDANA GELMESİ İLE İLGİLİ HİPOTEZLER                                    | 7            |
| I.6. ARAŞTIRMANIN AMACI                                                                  | 8            |
| II. MATERYAL VE METOD                                                                    | 9            |
| II.1. <u>Helianthus annuus</u> 'un (Ayçiçeğinin) ÖZELLİKLERİ VE FİDELERİN YETİŞTİRİLMESİ | 9            |
| II.2. BÜYÜMENİN ÖLÇÜLMESİ                                                                | 10           |
| II.3. TAZE VE KURU AĞIRLIK TAYİNİ                                                        | 10           |
| II.4. % SU TAYİNİ                                                                        | 10           |
| II.5. KLOOROFİL TAYİNİ                                                                   | 10           |
| II.6. SENESENS DERESESİNİN TAYİNİ                                                        | 11           |
| II.7. İNTERNODYUMUN BİR BÖLGESİNDEKİ CANLI HÜCRELERİN HAŞLANMASI                         | 12           |
| II.8. AŞILAMA                                                                            | 12           |
| II.9. İSTATİSTİK HESAPLARIN YAPILIŞI                                                     | 13           |
| III. SONUÇLAR                                                                            | 14           |
| III.1. ORGANLAR ARASINDAKİ BÜYÜME VE GELİŞTİRME KORRELASYONU                             | 14           |
| III.2. HİPOKOTİL VE KOTİLEDON BÜYÜMESİ ÜZERİNE EPİKOTİLİN ETKİSİ                         | 17           |
| III.3. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE EPİKOTİLİN ETKİSİ                                     | 20           |

|                                                                | <u>Sayfa</u> |
|----------------------------------------------------------------|--------------|
| III.4. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE YAPRAKLARIN<br>ETKİSİ       | 20           |
| III.5. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE APİKAL<br>MERİSTEMİN ETKİSİ | 22           |
| III.6. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE IŞIĞIN ETKİSİ               | 23           |
| III.7. SENESENS SİNYALİNİN İLETİMİ                             | 32           |
| III.8. AŞI DENEYLERİ                                           | 34           |
| IV. TARTIŞMA                                                   | 37           |
| V. LİTERATÜR                                                   | 43           |



## INVESTIGATION OF SEQUENTIAL SENESCENCE IN HELIANTHUS ANNUUS SEEDLINGS

### SUMMARY

In this research the correlative mechanism of sequential senescence which occurs in the cotyledons of Helianthus annuus seedlings has been investigated.

The appearance of senescence in cotyledons looks like any other developmental processes which occur in plants in correlative manner. It starts with a rapid loss in fresh weight, and then with a decrease in chlorophyll content, so that it becomes visible as the cotyledons turn yellow.

Since it is well known that sequential senescence can be prevented by removing the epicotyl from young seedlings, it may be assumed that epicotyl may produce some chemicals which start senescence.

At the end of this research, some further evidence about the production and transport of such chemicals have been obtained, in such a manner that, senescence can be prevented not only by removing the epicotyl, but also by 1) removing the shoot apex except leaves; 2) removing the leaves except shoot apex; 3) keeping the shoot apex and the leaves in the dark except cotyledons; and 4) scalding a small region on the internodium; that means, by disrupting the transport of chemiclas from shoot apex to the cotyledons.

These observations have suggested that, sequential senescence may be started by some chemicals which are produced by the shoot apex as well as by the leaves of the seedlings under a suitable photoperiod, and which are then transported from apex to the cotyledons by the living cells of the internodium.

## ÖZET

Bu arařtırmada Helianthus annuus fidelerinin kotiledonlarında meydana gelen sekuensiyel senesensin korrelatif düzeni incelendi.

Kotiledonlarda senesensin meydana geliři bitkilerde korrelatif olarak meydana gelen diğeri gelişme olayları gibidir. Kotiledonlarda hızlı bir taze ağırlık kaybı ile başlayan senesens, klorofil miktarında bir azalma sonucunda kotiledonların sararmaya başlamasıyla görünür hale geçer.

Genç fidelerden epikotilin koparılmasıyla sekuensiyel senesensin engellenebildiği eskiden beri bilindiği için, epikotilin bazı kimyasal maddeler üreterek senesensi başlattığı tasavvur edilebilir.

Bu arařtırmanın sonucunda, bu tür kimyasal maddelerin üretilmesi ve taşınmasıyla ilgili daha başka bilgiler elde edilmiştir. Şöyle ki, senesens sadece epikotilin koparılmasıyla değil, 1) yaprakları bırakıp gövde ucunun koparılmasıyla da; 2) gövde ucunu bırakıp yaprakların koparılmasıyla da; 3) kotiledonları dışarda bırakıp gövde ucunu ve yaprakları karanlığa kapatmakla da; ve 4) internodyum üzerindeki küçük bir bölgenin haşlanmasıyla yani, kimyasal maddelerin gövde ucundan kotiledonlara taşınmasını durdurmakla da engellenebilir.

Bu gözlemler, sekuensiyel senesensin uygun fotoperyot altındaki fidenin yapraklarında ve gövde ucunda üretilen, buradan da kotiledonlara doğru, internodyumun canlı hücreleri ile taşınan bazı kimyasal maddeler tarafından başlatılabileceğini göstermektedir.

## I. GİRİŞ

### I.1. SENESENSİN TANIMI

Bitki büyüme ve gelişme fizyolojisi ile ilgili edebiyatın önemli bir bölümünü oluşturan senesens konulu yayınlar, VARNER (1961), THIMANN (1978), NOODÉN ve LEOPOLD (1980), THOMAS ve STODDART (1980) gibi araştırmacılar tarafından gözden geçirilmiştir. Özellikle 1960'lı yıllardan itibaren, büyük bir artış gösteren yayınları değerlendiren araştırmacılar, bu konuda ilk gözlemlerin HILDEBRAND (1882) ve MOLISCH (1928) tarafından yapılmış olduğunu vurgulamaktadırlar.

Bitkilerdeki belirli yapıların, bir program içerisinde yürüyen metabolik reaksiyonlar sonucunda, yıkılmasından ibaret olan senesens olayının aslında bitki gelişiminin bir bölümü olduğu sık sık vurgulanmaktadır. Örneğin; VARNER (1961) hücrenin hayat çemberindeki çeşitli peryotların zamanlamasını kontrol eden faktörlerin anlaşılmasını, biyolojinin önemli bir konusu olarak belirtirken, senesens olayını da hücrenin hayat çemberindeki peryotlardan biri olarak tanımlamıştır. Diğer taraftan CHERRY ve ark. (1965), DRAPER (1969), THOMAS ve STODDART (1975), CAMP ve ark. (1981) gibi araştırmacıların senesens olayı için yaşlanma (ageing) terimini de kullandıkları görülmektedir. KRUL (1974) senesensi, bir organın farklılaşmasının son aşaması olarak tarif etmiş; NOODÉN ve LEOPOLD (1978) ise yaşlanmayı, ölüme neden olmayan fakat ölüme karşı duyarlılığı artıran bozulmaların birikimi olarak;

senesensi de ölümü gerçekleştirmek için yıkıcı değişimler şeklinde tarif ederek, senesens ve yaşlanma olaylarının birbirinden farklı olduğunu vurgulamışlardır. Senesens ve yaşlanmanın birbirinden farklı olduğunu belirten araştırmacılarından HURKMAN (1979) ise, bitki üzerinde sararan yapraklar için senesens terimini; kesilip karanlığa konulan yapraklarda meydana gelen sararma olayı için de yaşlanma terimini kullanmıştır. Buna rağmen CAMP ve ark. (1982), SANTOS ve HALL (1982) gibi araştırmacıların, senesens ve yaşlanma terimlerini aynı olay için kullanmaya devam ettikleri de görülmektedir.

## I.2. SENESENS SIRASINDA MEYDANA GELEN DEĞİŞİMLER

Senesens ile ilgili edebiyat gözden geçirildiği zaman çeşitli araştırmacıların, sistemlerde meydana gelen yapısal, biyokimyasal ve metabolik değişimleri ayrı ayrı incelemiş oldukları görülür. Böyle olmasına karşın, farklı yaklaşımlardan elde edilen bilgilerin bütünleştirilmesi halinde senesensin kapsamı hakkında bazı bilgileri elde etmek mümkün olmaktadır:

### I.2.1. Yapısal Değişimler

Senesens halindeki organların hücrelerinde meydana gelen yapısal değişimleri inceleyen araştırmacılarından BUTLER (1967), salatalık bitkisinin kotiledonlarında çimlenmeden itibaren 16. günden 50. güne kadar izlediği hücrelerde, ilk önce kloroplastlarda bozulmanın meydana geldiğini görmüştür. Daha sonra serbest ribozomların ve arkasından da endoplazmik retikulumla bağlı ribozomların sayısında azalma meydana geldiğini, bu sırada tonoplastın düzensiz bir görünüm kazandığını belirtmiştir. Bütün bu gelişimlerin yanı sıra, kloroplastlarda görülen bozulmanın ilerlediğine de işaret eden araştırmacı, plazma zarının, nukleus zarının ve endoplazmik retikulumun bozulmasıyla senesensin ilerlediğini, mitokondrilerin ise en son bozulan organeller olduğunu vurgulamıştır. HARRIS ve CHRISPEELS (1980) ise, fasulye kotiledonlarında depo parenki-

ması hücrelerinin endoplazmik retikulumunu incelemişlerdir. Bu araştırmacılar, senesens sırasında endoplazmik retikulumun total hacminde azalma meydana geldiğini ve bu azalmanın, madde taşınmasının son aşamasına kadar devam ettiğini belirtmişlerdir. Öte yandan, FERGUSON ve SIMON (1973) salatalık kotiledon hücrelerinde, fosfolipit seviyesinin azalmasıyla tonoplast ve plazma zarının bozulduğunu, böylece senesens meydana geldiğini ileri sürmüşlerdir. HURKMAN (1979) normal ve kesik yaprakların kloroplast zarlarında, senesens sırasında yıkılmaların meydana geldiğini; SANTOS ve HALL (1982) ıspanak bitkisinde sararan yaprakların kloroplastlarında tilakoit zarın yıkıldığını; HILDITCH ve ark. (1989) ise Festuca pratensis'in, senesens sırasında yaprakları sararmayan mutant tipinin (Bf 993) tilakoit zarındaki fotosistem II'nin klorofil a ve b'yi bağlayan proteinlerinin yıkılmadığını görmüşlerdir. OLGUN ve OKATAN (1983), çiçekleri kopartılarak senesensi geciktirilen soya fasulyesi bitkilerinin yapraklarındaki kloroplastların tilakoit zarlarında yıkılma meydana gelmediğini, fakat kloroplastların nişasta taneleriyle dolu olduğunu; WITTENBACH (1982) ise bu tip yaprakların depo organı haline dönüştüğünü belirtmişlerdir.

#### I.2.2. Biyokimyasal Değişimler

Senesens sırasında hücrede meydana gelen biyokimyasal değişimleri inceleyen araştırmıcılardan DRAPER (1969), sararan salatalık kotiledonlarında serbest ve esterleşmiş yağ asitlerinin, kompozisyonlarında değişimler meydana geldiğini göstermiştir. HARWOOD ve ark. (1982) ise Festuca pratensis'in senesens sırasında sararan normal tipi ile sararmayan mutant tipinin (Bf 993) içerdikleri lipid çeşitlerini mukayese etmiş, mutant tipin bol miktarda açıl lipidleri içerdığını, buna karşın normal tipin lipidlerinin 8 gün içinde yıkıldığını görmüştür. Ayrıca, KRUL (1974), THOMAS ve STODDART (1975), PETERSON ve HUFFAKER (1975), STOREY ve BEEVERS (1977),

PEOPLES ve DALLING (1978), PEOPLES ve ark. (1980), WITTENBACH (1978, 1979, 1982); THOMAS (1982 a,b) CAMP ve ark. (1981, 1982) HILDITCH ve ark. (1989) gibi birçok araştırmacı senesens sırasında protein ve klorofil yıkımının meydana geldiğini belirtmişlerdir. Diğer taraftan, WITTENBACH (1979) proteinaz aktivitesinin arttığını vurgulamıştır.

### I.2.3. Metabolik Değişimler

Şüphesiz, yukarı paragrafta belirtilen biyokimyasal değişimler, ilgili metabolizmaların kısımlarıdır. Dolayısıyla, genel olarak ele alındığında senesens halindeki hücrelerde lipit, protein ve karbonhidrat metabolizmasında değişimlerin meydana geldiğinden bahsetmek mümkündür. Bununla birlikte önce kloroplastların ve klorofilin yıkılması yüzünden, senesens sırasında fotosentez gibi önemli bir metabolik olayın gittikçe yavaşladığı ve nihayet durduğu MONDALL ve ark. (1978) gibi bazı araştırmacılar tarafından izlenmiştir (THIMANN, 1978; NOODÉN ve LEOPOLD, 1978). Buna karşılık, senesens sırasında mitokondrilerin yapısal ve fonksiyonel bütünlüğünü korumasına paralel olarak, solunumun da senesensin sonuna kadar devam ettiği tespit edilmiştir (WAREING ve PHILLIPS, 1981). Hatta, SATLER ve THIMANN (1981) karanlıkta bırakılan yapraklarda, normal senesensin 3. gününde solunum hızının başlangıçtaki hızına göre % 250 kadar arttığını belirtmişlerdir. Diğer taraftan, MARTIN ve THIMANN (1972), DRIVDAHL ve THIMANN (1977) gibi araştırmacılar, senesens sırasında meydana gelen protein yıkımını katalize eden proteazların, senesens başlamadan önce sentez edildiğini vurgulamışlardır. Böylece RNA ve protein sentezi ile ilgili mekanizmanın senesense yönelik bir program içerisinde işlemeye başladığı ortaya çıkmıştır. Diğer taraftan, MATILE (1978) ve STEER (1988) gibi araştırmacılar, hücrelerde zarın birkaç dakika ile birkaç saat arasında değişebilen "turn-over" olayı ile yıkılıp yapıldığını, senesens sırasında zar yapısındaki lipitlerin yıkılma oranının yeniden sentez edilme oranına göre arttığını, senesensin de bu yüzden meydana geldiğini ileri sürmüşlerdir.

### I.3. SENESENS ÇEŞİTLERİ

NOODÉN ve LEOPOLD (1978) senesensin hücre, doku, organ ve hatta tüm bitkiyi kapsayacak düzeyde meydana gelen bir olay olduğunu vurgulamakta iseler de LEOPOLD (1961), bitkilerde görülen senesens çeşitlerini, 1) "tüm bitki senesensi", 2) "gövde senesensi", 3) "eşzamanlı yaprak senesensi" ve 4) "progressif yaprak senesensi" olarak dörde ayırmıştır. Sonraki yıllarda, ömrü içinde bir defa meyva veren ve ölen (monokarpik) bitkilerde görülen tüm bitki senesensi "monokarpik senesens" olarak; bitkilerde kotiledondan başlayarak apikal uca doğru sırayla ölen yapraklarda görülen senesens için de progressif ya da sekuensiyel (birbiri ardısıra oluşan) yaprak senesensi olarak tanımlanmaktadır (WAREİNG ve PHILLIPS, 1981).

### I.4. SENESENSİ KONTROL EDEN FAKTÖRLER

VARNER (1961)'ın vurguladığı gibi, hücre gelişmesinin aşamalarından biri olan senesensin başlamasına neden olan faktörleri belirlemeye yönelik çalışmalar oldukça fazladır. Bu çalışmalarda genellikle iç ve dış faktörlerden sık sık söz edilmektedir (THIMANN, 1978; THOMAS ve STODDART, 1980).

#### I.4.1. İç Faktörler

Genetik faktörler, senesensi kontrol eden iç faktörlerin başında gelmektedir. THIMANN (1978) Podospora'da senesensi geciktiren iki genin bulunduğunu ve tetraploit mutantlarda bu genin iki misline çıkması halinde, senesensin hemen hemen sınırsız bir şekilde ertelendiğini, ESSER ve KELLER (1976)'in araştırmalarına değinerek belirtmiştir. CUMMINGS ve ark. (1987) ise Podospora'daki senesensi engelleyen genin bitkilerde ve bakterilerde de mevcut olduğunu vurgulamışlardır. AMBLER ve ark. (1987), sorgum bitkisinin senesens göstermeyen

mutant tipinde bulunan genlerin, sitokinin ekonomisini deęiř-tirdiđini ve mutant tipin bu yzden senesens gstermediđini ileri srmřlerdir. Nitekim, hormonların senesens zerine hızlandırıcı veya ketvurucu etkilerinden sz eden ok sayıda arařtırmaya da rastlanılmaktadır (THIMANN, 1978; THOMAS ve STODDART, 1980; NOODN ve LEOPOLD, 1980). zellikle sitoki-ninlerin bitki trlerinde senesensi geciktirdiđi, RICHMOND ve LANG (1957), PERSON ve ark. (1957), GOLDTHWAITE ve LAETSCH (1968), SRIVASTAVA ve ARGLEBE (1968), FLETCHER (1969), PARANJOTHY ve WAREING (1971) gibi arařtırıcılar tarafından saptanmıřtır. Ayrıca, OSBORNE ve HALLAWAY (1960), JAMES ve ark. (1965), OSBORNE (1967) gibi arařtırıcılar oksinlerin et-kisi ile; BRIAN ve ark. (1959), WAREING ve PHILLIPS (1981) gibi arařtırıcılar da gibberellinlerin etkisi ile senesensin geciktirilebildiđini belirtmiřlerdir.

Son yıllarda KAUR-SAWHNEY ve GALSTON (1979), KAUR-SAWHNEY ve ark. (1982a) gibi arařtırıcılar RNaz ve proteazla-rın aktivitesine ket vurarak; EVANS ve MALMBERG (1989) ise etilen biyosentezine ket vurarak, poliaminlerin senesensi n-lediđini ileri srmřlerdir. KAUR-SAWHNEY ve ark. (1982b) ise, spermidin metabolizması yoluyla poliaminlerin senesensi geciktirdiđini belirtmiřlerdir.

Bitkilerde senesensi engelleyen hormonlardan bařka, senesensi teřvik eden bazı hormonların veya metabolitlerin bulunduđu da bilinmektedir. ELLIOTT (1983), kalmoduline bađlı bir metabolitin sitokininlerin etkisini ortadan kaldırmak su-retiyle senesense sebep olduđunu; ELLIOTT ve ark. (1983) ise benzer sistemlerin sadece sitokinin etkisini deđil, oksin ve gibberellik asit etkisini de ortadan kaldırdıđını aıklamıř-lardır. Diđer taraftan absisik asitin senesensi teřvik eden bir hormon olduđu eskiden beri ileri srlmektedir (EL ANTABLY ve ark., 1967; COLQUHOUN ve HILLMAN, 1972; MAYAK ve HALEVY, 1972). Ayrıca, MAYAK ve HALEVY (1972), GEPSTEIN ve THIMANN (1981) gibi arařtırıcılar, absisik asitten bařka, etilenin de senesensi teřvik ettiđini belirtmiřlerdir. Nitekim,



AKAMINE (1963) etilenin, orkide petallerinde senesensi teşvik ettiğini tespit etmiş; PRATT ve GOESCHL (1968), LEWIS ve ark. (1968) ise meyva olgunlaşmasının etilen tarafından hızlandırıldığını bildirmişlerdir. UEDA ve KATO (1980) ise, jasmonik asitin senesensi teşvik ettiğini ileri sürmüşlerdir.

#### I.4.2. Dış Faktörler

Odunlu bitkilerin çoğunda kısa gün koşullarının senesensi başlatıcı bir faktör olduğu THIMANN (1978) tarafından belirtilmiştir. KRIZEK ve ark. (1966) bir otsu bitki olan pıtrağın da kısa gün koşullarına karşı aynı şekilde davrandığını göstermişlerdir. WAREING ve PHILLIPS (1981) gün uzunluğunun yanı sıra, sıcaklık değişiminin; THIMANN (1978) ise kuraklığın senesense neden olabildiğini belirtmişlerdir.

#### I.5. SENESENSİN MEYDANA GELMESİ İLE İLGİLİ HİPOTEZLER

Bitkilerde senesensin değişik biçimlerde meydana gelişi, bu konuda farklı düşünce sistemlerinin ortaya çıkmasına neden olmuş ve böylece, çeşitli hipotezler ileri sürülmüştür (NOODÉN ve LEOPOLD, 1978). Monokarpik bitkilerin çiçeklerinin ya da genç meyvalarının koparılması halinde senesensin geciktiği çok eskiden beri bilindiğinden, meyvalarla vegetatif organlar arasında besinlere karşı rekabet doğduğunu ileri süren araştırmacıların bu düşünceleri, senesens edebiyatında "rekabet hipotezi" olarak tanımlanmıştır. Diğer bir hipotez ise, senesens sırasında vegetatif organlardan tohumlara, ya da genel olarak depo organlarına madde taşındığını göz önüne alarak, bu olayın senesense sebep olduğunu ileri sürmektedir. Üçüncü hipotez, I.4.1. numaralı paragrafta bahsedildiği gibi, senesensin meydana gelmesinde genetik faktörlerin rol oynadığını belirtmektedir. Dördüncü ve son hipotez ise, bitkilerde görülen diğer gelişme olayları gibi senesensin de hormonal bir mekanizma ile meydana geldiği görüşüne dayanmaktadır.

(LEOPOLD, 1961; LINDOO ve NOODÉN, 1976).

#### I.6. ARAŞTIRMANIN AMACI

Yukarıda gözden geçirilen edebiyattan, senesens konusunun henüz birçok karanlık noktalarının bulunduğu anlaşılmaktadır. Ayrıca, monokarpik bitkilerde reproduktif organların; çeşitli bitkilerin fidelerinde de apikal meristemin koparılmışsı halinde senesensin engellendiği LEOPOLD (1961) ve KRUL (1974) gibi araştırmacılar tarafından belirtilmiştir.

Tohum ve apikal meristem gibi iki farklı yapının, senesens meydana getirmek gibi aynı fizyolojik işleve sahip olmaları ilginç bir analogi olarak görülmektedir. Bu araştırmada, yukarıda belirtilen hipotezlerin her birine, uygun yaklaşımlar sağlayabilecek bir sistem gibi görülen genç H.annuus fidelerinde, kotiledon senesensinin apikal meristem ile olan ilişkisinin incelenmesine çalışılacaktır.

## II. MATERİYAL ve METOT

### II.1. Helianthus annuus'un (Ayçiçeği'nin) ÖZELLİKLERİ VE FİDELERİN YETİŞTİRİLMESİ

Aslında monokarpik bir bitki olan ve reproduktif gelişiminin sonunda monokarpik senesens gösteren H. annuus, vegetatif gelişimi süresinde kotiledonlardan başlayarak yukarıdaki yapraklara doğru ilerleyen, tipik bir sekuensiyel yaprak senesensi de göstermektedir. Ayrıca, epigeik çimlenme özelliğinden dolayı, kotiledonlarının toprak yüzeyinden yukarıda bulunması, internodyum uzunluğunun, yapılması planlanan işlemlere uygun oluşu nedeni ile de H. annuus bitkisi deney materyali olarak seçildi.

Akenler 2 saat süreyle akan musluk suyu altında ıslatıldıktan sonra, içinde nemli filtre kağıdı bulunan, 11 cm çaplı petri kutularına yaklaşık olarak 15 mm aralıkla dizildi ve 25°C'de çimlenmeye bırakıldı. Bir kısmı, 24 saat sonra, içinde 2 ölçü kum ve 1 ölçü funda toprağı bulunan 15 cm çapındaki saksılara ekildiler. Bazı deney serilerinde ise, ıslatıldıktan 48 saat sonra Hoagland çözeltisi içeren karartılmış şişelere transfer edildiler.

Bitkiler 12 saat fotoperyotta, aydınlık peryotta 27 ± 2°C; karanlık peryotta ise minimum 17 ± 2°C olmak üzere, büyüme odasında, 7000 lux ışık şiddeti altında büyütüldüler.

## II.2. BÜYÜMENİN ÖLÇÜLMESİ

Senesensin diğer büyüme ve gelişme olayları ile olan korrelasyonunu tespit etmek amacıyla fidelerde çeşitli organların büyümeleri ayrı ayrı ölçüldü. Ölçümler, gerektiğinde 7x3 büyütme mikrometrik okülerli binoküler lup kullanılarak, gerektiğinde de milimetrik taksimatlı cetvel kullanılarak yapıldı.

## II.3. TAZE VE KURU AĞIRLIK TAYİNİ

Çeşitli amaçlar için kullanılacak bitkisel materyal, darası önceden tespit edilmiş alüminyum folie ile tartılarak 80°C etüvde, ağırlık sabit kalıncaya kadar (4 gün) kurutuldu.

## II.4. % SU TAYİNİ

Materyalin taze ağırlığı ile kuru ağırlığının farkı taze ağırlığa bölünüp, 100 ile çarpılarak % su miktarı hesaplandı.

## II.5. KLOROFİL TAYİNİ

Belli sayıdaki kotiledon tartıldıktan sonra bir miktar  $\text{CaCO}_3$  tozu ve % 80 aseton ilave edilerek ezildi. 3000 g'de 10 dakika santrifüj edildikten sonra elde edilen ekstraktın hacmi ölçüldü. Ham klorofil ekstraktının 645 ve 663 nm dalga boyundaki absorpsiyon değerleri ARNON (1949) formülünde yerine konularak, mg total klorofil/1 litre ekstrakt hesaplandı.

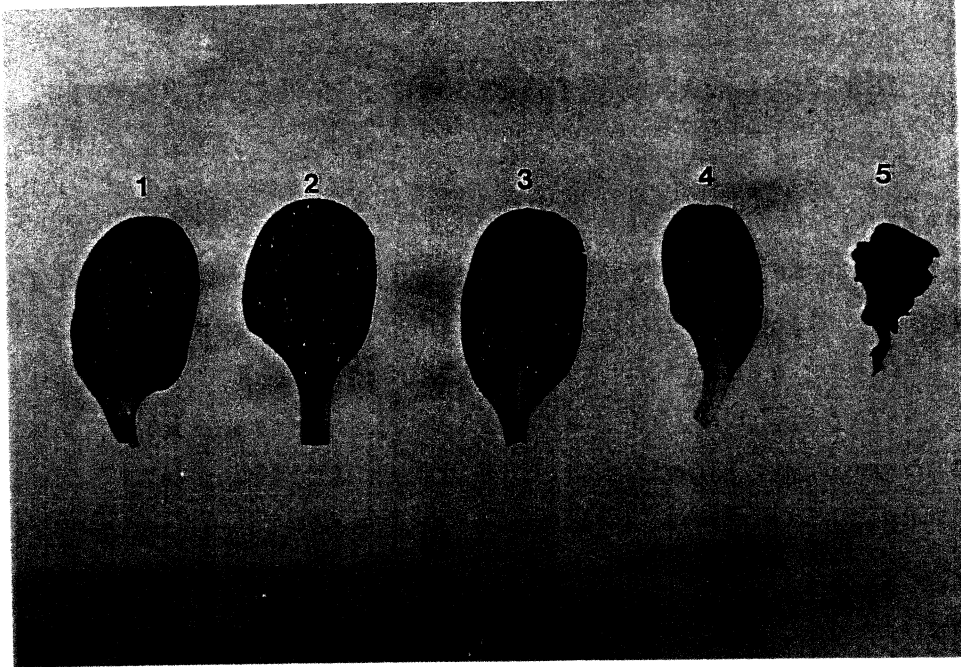
$$\text{Total klorofil} = 20.2 \times D_{645} + 8.02 \times D_{663}$$

Böylece ekstraktın 1 litresindeki total klorofil miktarı bulunmuş oldu. Buradan da ekstraktın gerçek hacminde bu-

lunan klorofil miktarı hesaplandı. Elde edilen değer de, ekstraksiyonda kullanılan kotiledon sayısına bölünerek, kotiledon başına düşen klorofil miktarı bulunmuş oldu.

## II.6. SENESENS DERESESİNİN TAYİNİ

Tek tek veya gruplar halindeki bitkilerin kotiledonlarındaki senesensin derecesi, LINDOO ve NOODÉN (1976) tarafından soya fasulyesi için geliştirilen bir yöntemin değiştirilerek uygulanmasıyla tayin edildi. Buna göre, bir bitkinin kotiledonlarının senesens derecesi, Fotoğraf 1'de görüleceği gibi, kotiledonların yeşil alan % si göz önüne alınarak sap-



Fotoğraf 1. H. annuus kotiledonlarındaki senesens derecesinin yeşil alan % si cinsinden belirtilmesi. 1. % 100 yeşil, 2. % 75 yeşil, 3. % 50 yeşil, 4. % 25 yeşil, 5. % 00 yeşil (kurumuş).

tandı. Bir grup bitkinin kotiledonlarının, ortalama senesens derecesinin (ortalama yeşil alan % si cinsinden) saptanmasında ise aşağıdaki formül kullanıldı:

$$\text{O.Y.A. \% si} = \frac{(n_1 \cdot 1) + (n_2 \cdot 0,75) + (n_3 \cdot 0,50) + (n_4 \cdot 0,25) + (n_5 \cdot 0,00)}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4 + n_5} \times 100$$

Burada;

O.Y.A. \% si = Ortalama yeşil alan \% si,

$n_1$ : Tamamı yeşil kotiledonların sayısı,

$n_2$ : \% 75 yeşil kotiledonların sayısı,

$n_3$ : \% 50 yeşil kotiledonların sayısı,

$n_4$ : \% 25 yeşil kotiledonların sayısı,

$n_5$ : \% 00 yeşil (tamamen kuru görünümlü) kotiledonların sayısıdır.

## II.7. İTERNODYUMUN BİR BÖLGESİNDEKİ CANLI HÜCRELERİN HAŞLANMASI

Bazı deneylerde, 1. internodyumun ortasında 1-2 cm uzunluğundaki kısmı, çevresel olarak, buhar jeneratöründe üretilen kızgın su buharının enjektör iğnesinden püskürtülmesiyle haşlandı. Haşlanması istenen bölgeden başka kısımların, buhardan zarar görmemesine dikkat edildi. Böylece, haşlanan bölgedeki tüm canlı hücreler öldürülmüş ve floem devre dışı bırakılmış oldu. Ksilem borularının haşlama işleminden zarar görmediği ise, bitkinin haşlanan bölgesinin yukarısında kalan kısımlarında herhangi bir solma belirtisine rastlanmamasından anlaşıldı.

Haşlanan bölgedeki hücrelerin ölümü sonucunda o bölgede meydana gelen su kaybı yüzünden, bitkilerin bükülmesini engellemek ve ksilem borularının düzgünlüğünü muhafaza etmek amacıyla bitkiler, haşlama işleminden önce uygun desteklere bağlandılar.

## II.8. AŞILAMA

Bazı deneylerde iki bitki birbirine yanal aşılama yön-

temi ile aşılandılar. Aşılama sırasında açılan çentiklere pi-set ile distile su püskürtülerek, hücrelerin kesik yüzeyden su kaybetmesine engel olundu. İki gövde üzerindeki çentikler birbirine geçirildikten sonra, gövdeler aşı yerinden parafilm ile sarıldılar. Aşı tuttuktan sonra kalınlaşan gövdeler parafilm esneterek parçalayabildiler. Parafilm kalıntıları, gerekiyorsa, ince uçlu bir forsept ile çıkarıldı.

## II.9. İSTATİSTİK HESAPLARIN YAPILIŞI

Araştırmada yapılan çeşitli deneylerde farklı sayıdaki objeler üzerinde ölçüm yapılmış, elde edilen sonuçlar aşağıda gösterilen istatistik hesap yöntemi ile değerlendirilmiştir:

$$M = \pm \frac{\sqrt{d^2 - np^2}}{\sqrt{n(n-1)}}$$

Burada;

- M: yapılan ölçümlerin aritmetik ortalaması,
- d: her ölçümden elde edilen değerlerin ortalama değerden farkı,
- p: ortalama değerlerin virgülden sonraki basamakları,
- n: ölçülen obje sayısıdır.

Deney ve kontrol gruplarından elde edilen değerlerin aralarındaki farkın gerçek (significant) olup olmadığı ise aşağıdaki şekilde saptanmıştır:

$$\Delta M > 3 \times \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$$

Burada;  $\Delta M$ : deney ve kontrol gruplarına ait değerlerin, veya herhangi iki değerlerin farkı,

$m_1$  ve  $m_2$ : kıyaslanan değerlerin standart hatalarıdır.

Şayet  $\Delta M < 3 \times \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$  ise aradaki fark significant kabul edilmemiştir.

### III. SONUÇLAR

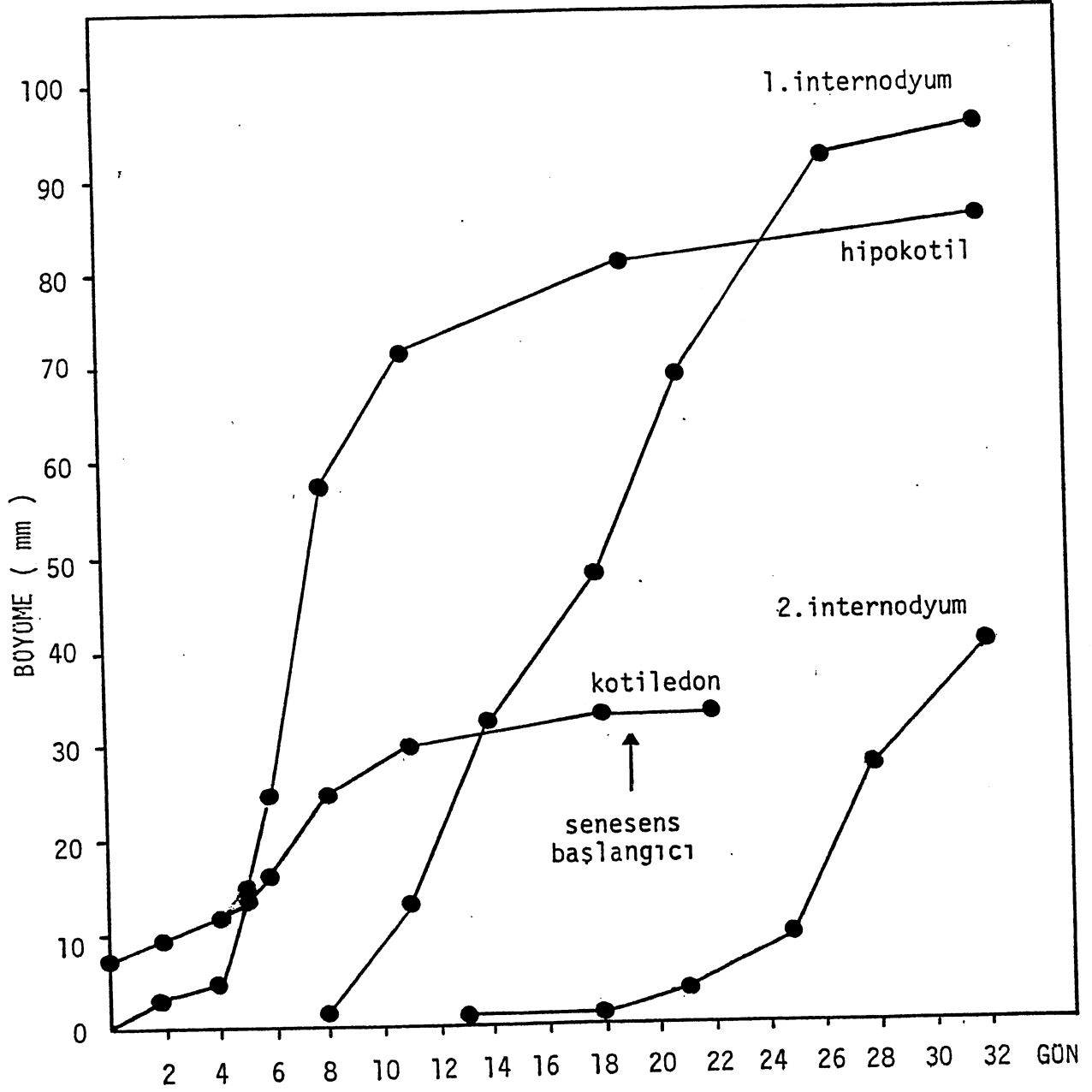
#### III.1. ORGANLAR ARASINDAKİ BÜYÜME VE GELİŞME KORRELASYONU

Akenlerin ıslatılmasından sonra geçen 2 gün içinde kotiledonların oldukça yavaş büyüdüğü; 2. günden 8. güne kadar büyümenin hızlandığı; daha sonra da yavaşlayarak durduğu tespit edildi. Diğer taraftan hipokotil büyümesi de, Tablo 1'deki değerlerin ve Şekil 1'deki grafiklerin incelenmesinden de anlaşılabacağı gibi, aynı süreler içerisinde önce yavaş, sonra hızlı ve daha sonra tekrar yavaş bir büyüme gösterdi. Hipokotilin ve kotiledonların büyümelerinde meydana gelen yavaşlamanın, epikotildeki proksimal internodyumun (1. internodyum) hızlı büyüme dönemine rastladığı görüldü. Gövdenin bundan sonraki büyümesinde, büyüme konisindeki proksimal internodyumun, distal olanlardan önce ve sırayla uzamaya başladığı; herbirinin uzamaya başlamasıyla birlikte önceki internodyumun büyümesinde yavaşlama meydana geldiği gözlemlendi.



Tablo 1. *H. annuus* fidelerinin kotiledon, hipokotil, 1. internodyum ve 2. internodyum büyümesi. Değerler 70 ölçü (kotiledonlar 140) ortalamasıdır. Deney koşulları kısım II.1.'deki gibidir.

| Gün | Organların boyu (mm) |               |                |                |
|-----|----------------------|---------------|----------------|----------------|
|     | Kotiledon            | Hipokotil     | 1. İnternodyum | 2. İnternodyum |
| 0   | 7.60 ± 0.46          | -             | -              | -              |
| 2   | 9.59 ± 0.16          | 3.48 ± 0.20   | -              | -              |
| 4   | 11.36 ± 0.24         | 4.73 ± 1.10   | -              | -              |
| 5   | 13.68 ± 0.24         | 13.36 ± 1.20  | -              | -              |
| 6   | 16.76 ± 0.38         | 24.20 ± 1.31  | -              | -              |
| 8   | 24.96 ± 0.50         | 57.21 ± 2.21  | 1.50 ± 0.50    | -              |
| 11  | 30.28 ± 0.39         | 71.50 ± 6.17  | 12.53 ± 5.15   | -              |
| 14  | -                    | -             | 32.25 ± 1.75   | -              |
| 18  | 32.88 ± 0.67         | -             | 48.12 ± 1.69   | 1.26 ± 0.08    |
| 19  | -                    | 80.90 ± 3.57  | -              | -              |
| 21  | -                    | -             | 68.72 ± 2.35   | 3.82 ± 0.40    |
| 22  | 32.90 ± 0.48         | -             | -              | -              |
| 25  | -                    | -             | -              | 9.79 ± 0.76    |
| 27  | -                    | -             | 92.27 ± 4.70   | -              |
| 28  | -                    | -             | -              | 27.70 ± 3.50   |
| 32  | -                    | 85.54 ± 16.02 | 95.45 ± 4.42   | 40.00 ± 3.78   |



Şekil 1. *H. annuus* fidelerinin kotiledon, hipokotil, 1. internodyum ve 2. internodyum büyümesinde görülen korelasyon.

### III.2. HİPOKOTİL VE KOTİLEDON BÜYÜMESİ ÜZERİNE EPİKOTİLİN ETKİSİ

Fide büyümesinin incelenmesi sırasında, epikotilin 1. internodyumunun uzamaya başlamasıyla birlikte hipokotil ve kotiledon büyümesinin gittikçe yavaşladığı ve sonunda durduğu tespit edildiğinden, epikotilin 1-2 mm iken koparılması halinde, kotiledonların ve hipokotilin büyüme programında herhangi bir değişikliğin meydana gelip gelmeyeceği saptanmak istendi. İnce uçlu bir forsept kullanarak yapılan epikotili koparma işleminde, kotiledonlara zarar vermemeye dikkat edildi.

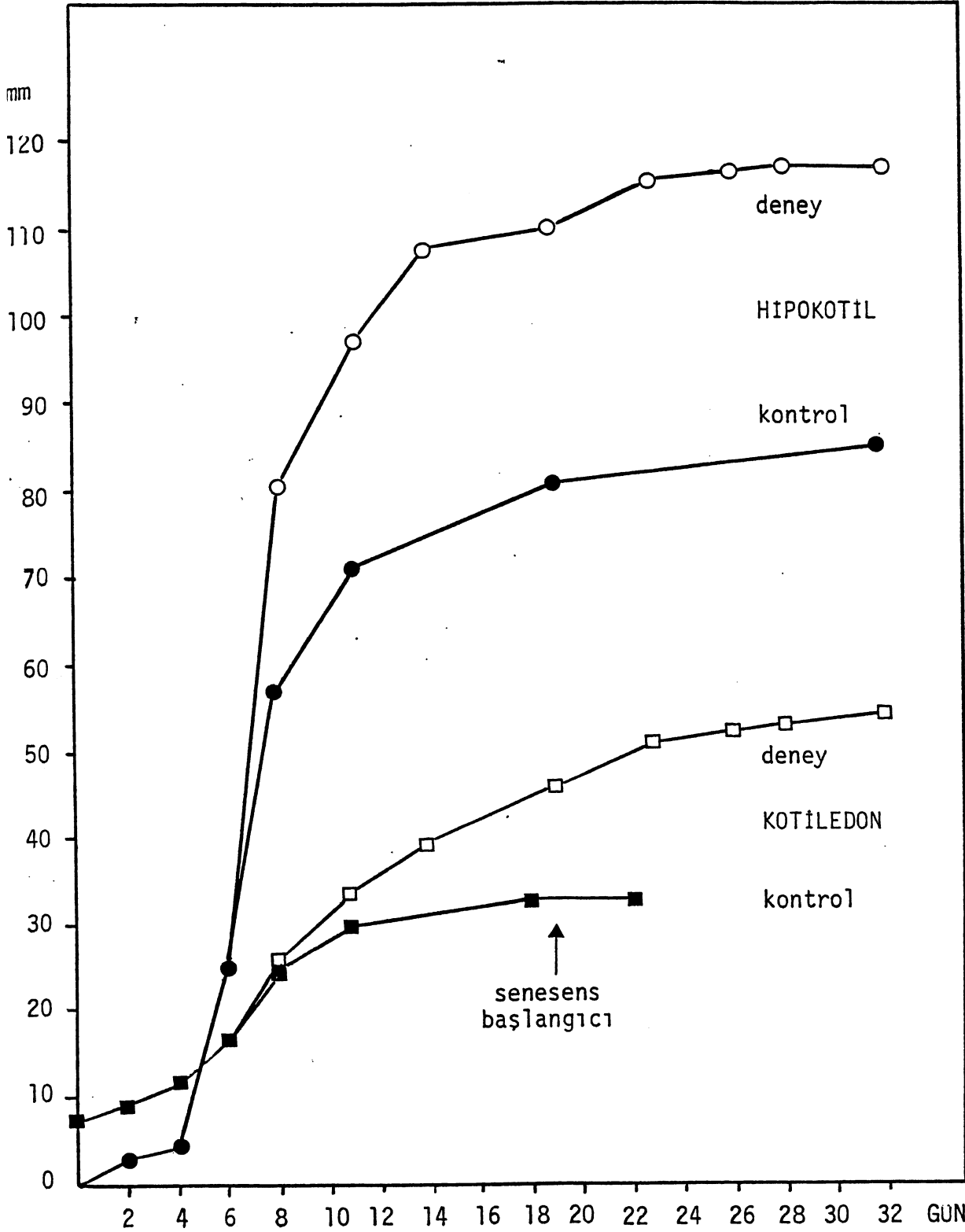
Epikotili koparılan bitkilerde rejenerasyona engel olunmadığı takdirde hipokotil ve kotiledon büyümesinin normal seyri ile yürüdüğü gözlemlendi. Bu nedenle, epikotilin etkisini kesin olarak anlayabilmek için, epikotil koparma işlemi gerektikçe tekrarlandı. Deneylerin bu serisinde epikotili koparılmayan bitkiler kontrol olarak kullanıldı. Tablo 2 ve Tablo 3'deki değerlerin ve Şekil 2'deki grafiklerin incelenmesinden de anlaşılabacağı gibi epikotilin koparılması halinde, hipokotil büyümesinde % 27 kadar; kotiledon büyümesinde ise % 39 kadar bir artış meydana geldiği tespit edildi.

Tablo 2. Epikotili koparılan (deney) ve koparılmayan (kontrol) H. annuus fidelerinde HİPOKOTİL büyümesi (mm)

| Günler | Deney                | Kontrol             | Fark % si    |
|--------|----------------------|---------------------|--------------|
| 2      | 3.48 ± 0.20          | 3.48 ± 0.20         |              |
| 4      | 4.73 ± 1.10          | 4.73 ± 1.10         |              |
| 6      | 24.20 ± 1.31         | 24.20 ± 1.31        |              |
| 8      | 80.52 ± 3.17         | 57.21 ± 2.21        |              |
| 11     | 97.50 ± 4.77         | 71.50 ± 6.17        |              |
| 14     | 107.80 ± 4.86        | -                   |              |
| 19     | 110.42 ± 4.80        | 80.90 ± 3.57        |              |
| 23     | 115.83 ± 5.28        | -                   |              |
| 26     | 116.70 ± 6.05        | -                   |              |
| 28     | 117.00 ± 6.24        | -                   |              |
| 32     | <u>117.25 ± 5.15</u> | <u>85.54 ± 16.0</u> | <u>27.04</u> |

Tablo 3. Epikotili koparılan (deney) ve koparılmayan (kontrol) H. annuus fidelerinde KOTİLEDON büyümesi (mm)

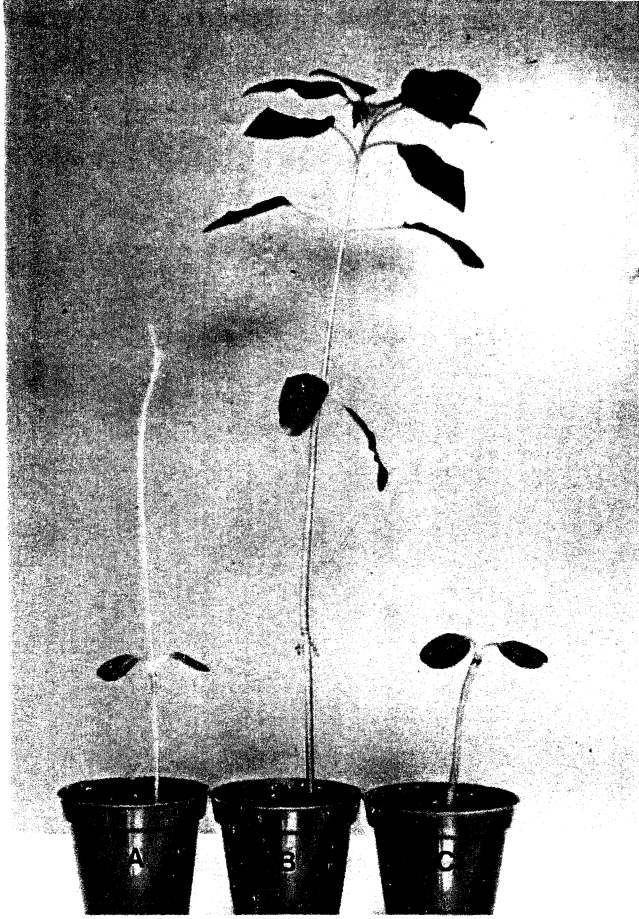
| Günler | Deney               | Kontrol             | Fark % si    |
|--------|---------------------|---------------------|--------------|
| 0      | 7.60 ± 0.46         | 7.60 ± 0.46         |              |
| 2      | 9.59 ± 0.16         | 9.59 ± 0.46         |              |
| 4      | 11.36 ± 0.24        | 11.36 ± 0.24        |              |
| 6      | 16.76 ± 0.38        | 16.76 ± 0.78        |              |
| 8      | 26.59 ± 0.83        | 24.96 ± 0.50        |              |
| 11     | 34.19 ± 1.15        | 30.28 ± 0.39        |              |
| 14     | 39.60 ± 1.22        | -                   |              |
| 18     | -                   | 32.88 ± 0.67        |              |
| 19     | 46.28 ± 1.45        | -                   |              |
| 22     | -                   | <u>32.90 ± 0.48</u> |              |
| 23     | 51.08 ± 1.91        |                     |              |
| 26     | 52.10 ± 2.40        |                     |              |
| 28     | 53.00 ± 2.07        |                     |              |
| 32     | <u>54.34 ± 1.52</u> |                     | <u>39.45</u> |



Şekil 2. Epikotili koparılan (deney) ve koparılmayan (kontrol) *H. annuus* fidelerinde kotiledon ve hipokotil büyümesi

### III.3. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE EPİKOTİLİN ETKİSİ

Epikotili koparılan bitkilerde kotiledonların, normal ömrünün 2 katı kadar bir süre daha büyümeye devam ettiği (büyümenin son dönemindeki artışlar significant olmadığından, değerler tabloda gösterilmemiştir) gözlemlendi. Ayrıca, kotiledonların 80 gün kadar yeşilliğini koruduğu tespit edildi (Fotoğraf 2, C). Bu sürenin sonunda, kotiledonlarda nekrosis meydana geldi.

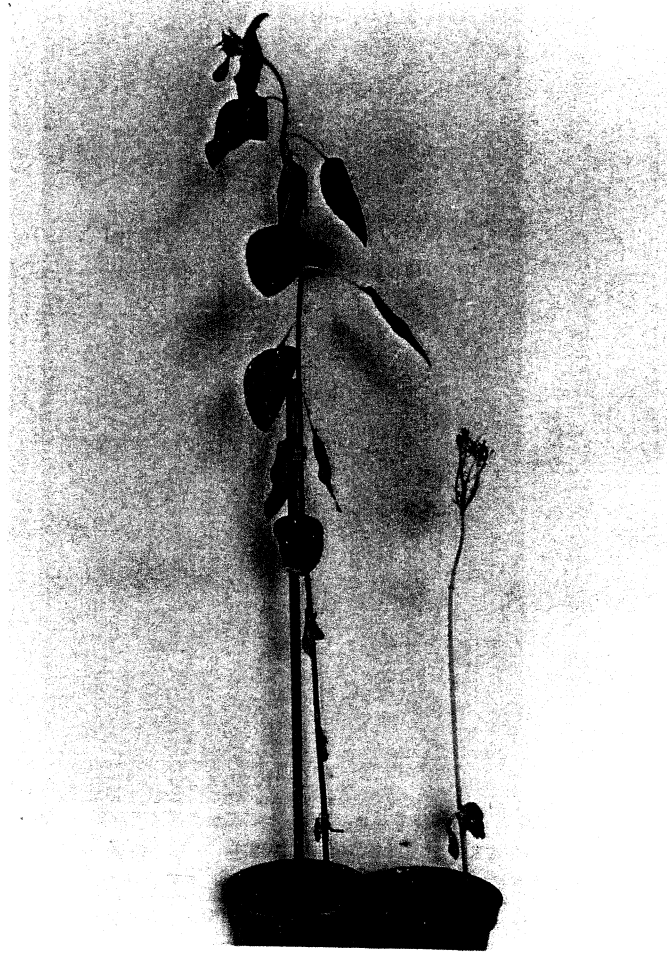


Fotoğraf 2. Epikotili koparılan H. annuus fidesinde kotiledon senesensinin engellenmesi. B: Kontrol, C: Epikotili koparılan bitki.

### III.4. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE YAPRAKLARIN ETKİSİ

Epikotil 1-1,5 mm kadar büyüdüğü zaman, hem apikal meristem hem de büyüme konisindeki yaprak primordiyumlarını içerdiğinden, epikotilin koparılması ile senesensin gecikti-

rilebilmesinde apikal meristemin yanısıra yaprakların da rol oynayabileceği göz önüne alındı. Böyle bir ihtimalin gerçekten olup olmadığını anlayabilmek için başka bir deney daha yapıldı. Bu seri deneylerde, kotiledonlarda senesens başlamadan önce (çimlenmeden itibaren 17. günde) apikal meristeme zarar vermeden bitkilerin tüm yaprakları koparıldı. Kontrol olarak ayrılan gruptaki bitkilerin, kotiledonlarında beklediği şekilde senesens meydana geldiği halde, deney bitkilerinin kotiledonlarında senesensin meydana gelmediği görüldü (Fotograf 2A). Hatta, en sonunda bu bitkilerin apikal ucunda çok küçük bir çiçek tomurcuğunun meydana geldiği ve bu tomurcuktan da birkaç tane dilsî çiçek petalının çıktığı görüldü (Fotograf 3).



Fotograf 3. Apikal meristemine dokunulmadan yaprakları koparılan H. annuus fidesinde, kotiledon senesensinin engellenmesi ve bu bitkilerin apikal tomurcuğun çiçek tomurcuğuna dönüşmesi. A: Kontrol, B: Apikal meristemine dokunulmadan yaprakları koparılan bitki.

### III.5. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE APİKAL MERİSTEMİN ETKİSİ

Apikal meristeme dokunulmadan yaprakların koparılması halinde, kotiledon senesensinin engellendiği görüldükten sonra, başka bir seri deney yapılarak, bu kez de kotiledonlarda senesens meydana gelmeden önce, bitkinin 2. ve 3. nodyumundaki yapraklarına dokunulmadan, büyüme konisi ve apikal meristem koparıldı. Bu deneylerde kullanılan bitkilerin 2. internodyumu uzadığı ve yaprakları da geliştiği halde kotiledonlarında senesens meydana gelmediği görüldü (Fotograf 4).



Fotograf 4. Apikal meristemi ve büyüme konisi koparılan fakat, 2. ve 3. nodyumdaki yapraklarına dokunulmayan H. annuus bitkilerinin kotiledonlarında senesensin engellenmesi. A: Kontrol bitkisi. B: Deney bitkisi.



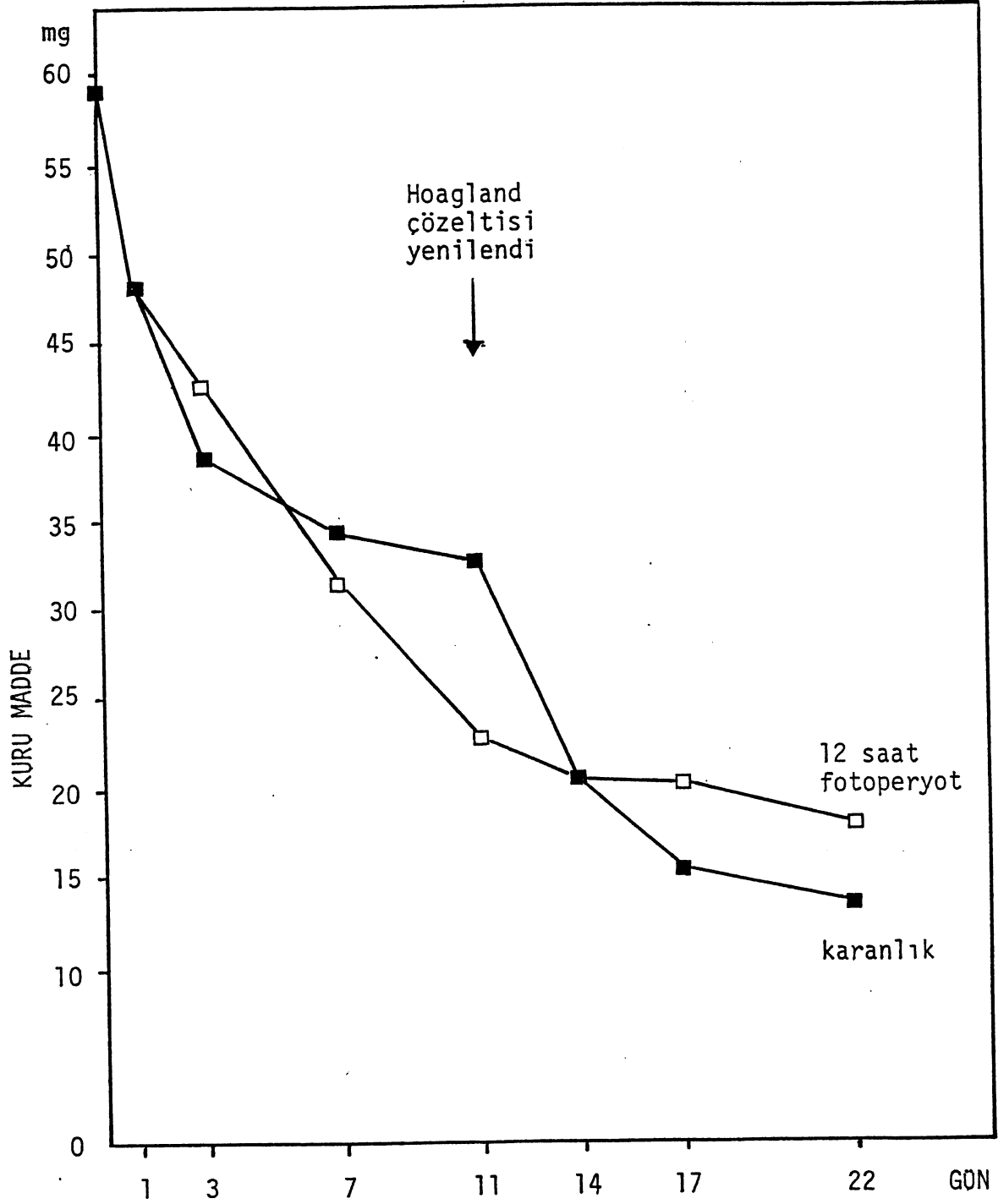
### III.6. KOTİLEDON SENESENSİ ÜZERİNE IŞIĞIN ETKİSİ

Çimlenme sırasında kotiledonlardaki besin maddelerinin harcandığı ve kotiledonların yeryüzüne çıkmasından sonra da fotosentez yoluyla besin üretiminin devam ettiği düşünülerek ışığın varlığında ve yokluğunda kotiledonlarda senesensin aynı zamanda meydana gelip gelmeyeceği merak edildi. Bunu anlamak için yapılan deneylerde Hoagland çözeltisinde çimlendirilip büyütülen bitkilerin bir grubu 12 saat fotoperyot altında (kontrol), diğer bir grubu ise tamamen karanlıkta büyütüldüler (deney). Her iki gruptan zaman zaman alınan bitki örneklerinin kotiledonlarının, kök ve gövdesinin taze ve kuru ağırlıkları tayin edildi. Tablo 4'teki değerlerden ve Şekil 3'teki grafiklerden de anlaşılabacağı gibi, deney ve kontrol bitkilerinin kotiledonlarında meydana gelen kuru ağırlık kaybının, birbirine paralel olduğu görüldü.

Diğer taraftan bu seride, kontrol bitkilerinin deney bitkilerine göre daha fazla kuru madde biriktirdiği tespit edildi (Tablo 5 ve Şekil 4).

Tablo 4. Hoagland çözeltisinde, karanlıkta (deney) ve 12 saat fotoperyot altında (kontrol) büyütülen H. annuus fidelerinin kotiledonlarındaki kuru madde miktarının zamanla değişimi. (mg/2 kotiledon).

| Günler | Işıktaki (Kontrol) | Karanlıkta (Deney) |
|--------|--------------------|--------------------|
| 0      | 59.28 ± 2.62       | 59.28 ± 2.62       |
| 1      | 47.96 ± 2.18       | 47.96 ± 2.18       |
| 3      | 42.30 ± 2.68       | 38.56 ± 2.38       |
| 7      | 31.64 ± 1.78       | 34.20 ± 5.14       |
| 11     | 23.02 ± 1.26       | 32.80 ± 2.62       |
| 14     | 20.30 ± 0.88       | 20.41 ± 2.11       |
| 17     | 20.14 ± 1.80       | 15.66 ± 1.34       |
| 22     | 17.96 ± 1.28       | 13.40 ± 0.68       |

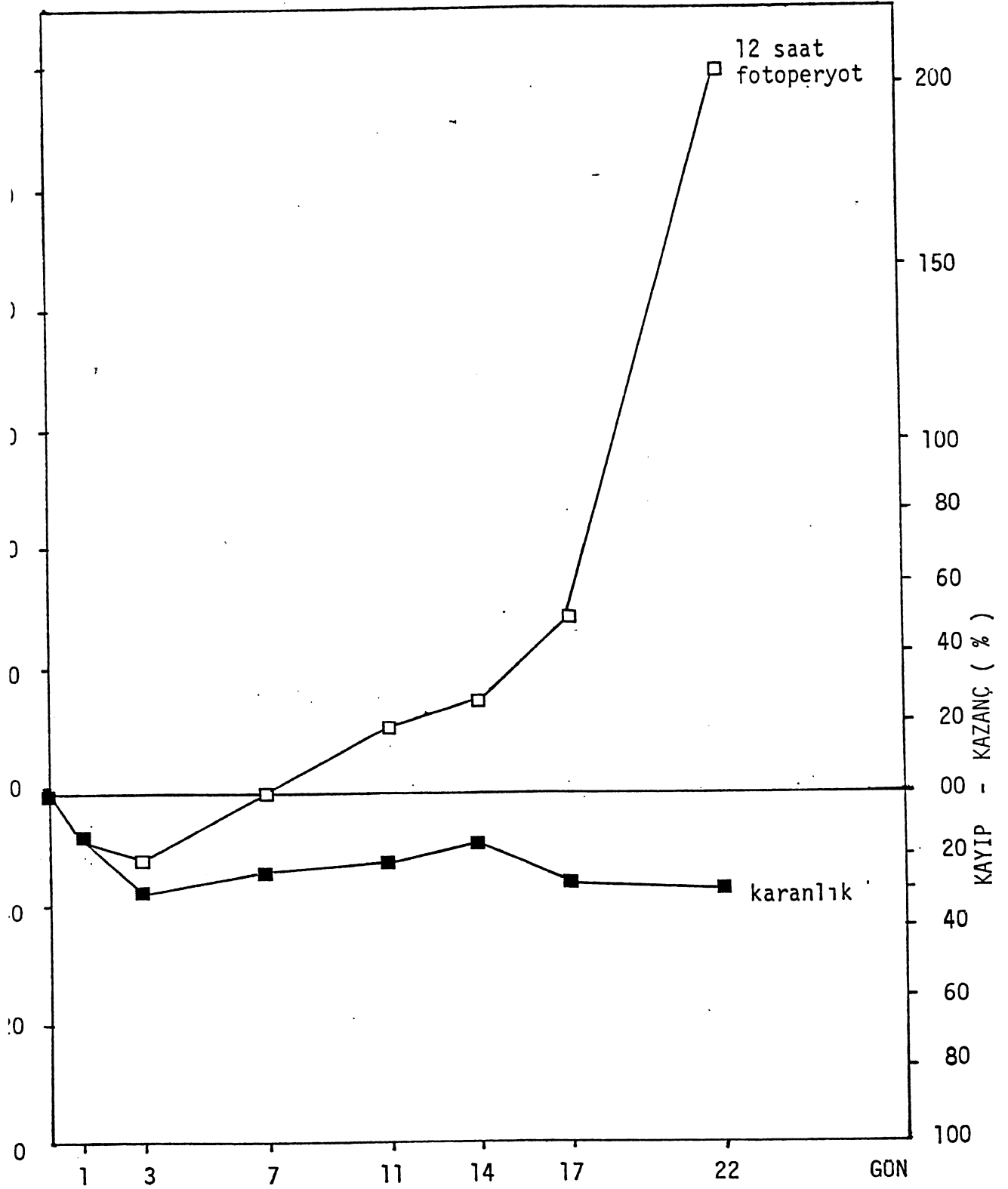


Şekil 3. Hoagland çözeltisinde, karanlıkta (deney) ve 12 saat fotoperyot altında (kontrol) büyütülen H. annuus fidelerinin kotiledonlarındaki kuru madde miktarının zamanla değişimi.

Tablo 5. Hoagland çözeltilisinde, 12 saat fotoperyotta (kontrol) ve karanlıkta (deney) yetiştirilen H. annuus fidelerinin çeşitli kısımlarındaki kuru madde dağılımı (mg).

| Günler | 12 saat fotoperyotta<br>(kontrol) |                |          |
|--------|-----------------------------------|----------------|----------|
|        | mg/2 kotiledon                    | mg/kök + gövde | mg/bitki |
| 0      | 59.28 ± 2.62                      | -              | 59.28    |
| 1      | 47.96 ± 2.18                      | 3.70 ± 0.18    | 51.66    |
| 3      | 42.30 ± 2.68                      | 5.76 ± 0.20    | 48.06    |
| 7      | 31.64 ± 1.78                      | 27.58 ± 0.64   | 59.22    |
| 11     | 23.02 ± 1.26                      | 47.30 ± 3.10   | 70.32    |
| 14     | 20.30 ± 0.88                      | 54.23 ± 4.03   | 74.53    |
| 17     | 20.14 ± 1.80                      | 68.30 ± 14.25  | 88.44    |
| 22     | 17.96 ± 1.28                      | 161.74 ± 14.80 | 179.70   |
|        | Karanlıkta<br>(deney)             |                |          |
|        | mg/2 kotiledon                    | mg/kök + gövde | mg/bitki |
| 0      | 59.28 ± 2.62                      | -              | 59.28    |
| 1      | 47.96 ± 2.18                      | 3.70 ± 0.18    | 51.66    |
| 3      | 38.56 ± 2.38                      | 3.82 ± 0.22    | 42.38    |
| 7      | 34.20 ± 5.14                      | 11.50 ± 1.67   | 45.70    |
| 11     | 32.80 ± 2.62                      | 14.92 ± 1.81   | 47.72    |
| 14     | 20.41 ± 2.11                      | 30.46 ± 4.15   | 50.87    |
| 17     | 15.66 ± 1.34                      | 28.33 ± 2.69   | 43.99    |
| 22     | 13.40 ± 0.68                      | 29.46 ± 2.79   | 42.86    |

Diğer taraftan deney ve kontrol grubunda bulunan bitkilerin, çimlenmeden itibaren 22. günündeki kuru madde içeriklerinin karşılaştırılmasından, deney bitkilerinin başlangıçtaki kuru ağırlıklarına göre % 27 kadar kaybettikleri; kontrol bitkilerinin ise % 200 kadar kazandıkları tespit edildi (Şekil 4).

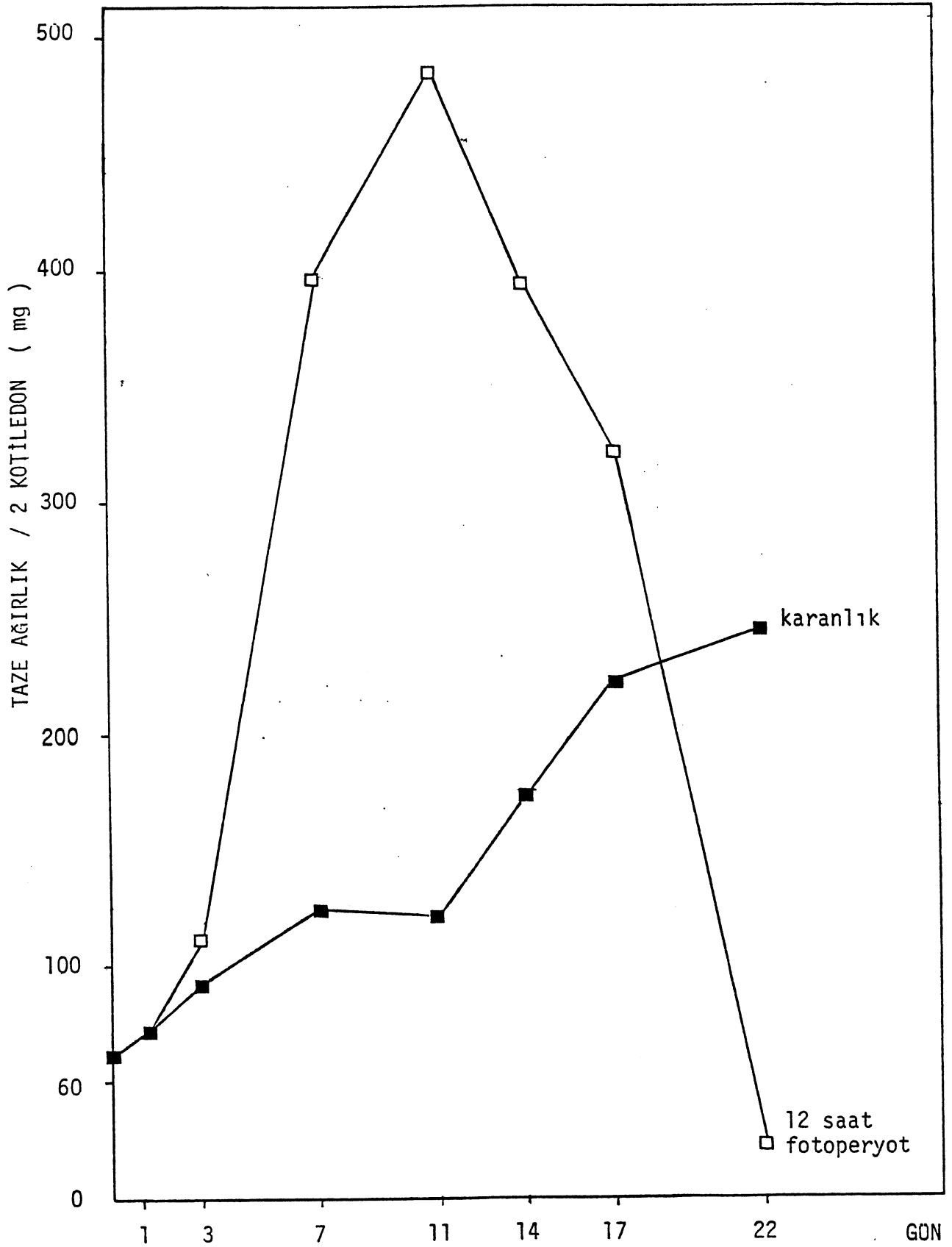


Şekil 4. Hoagland çözeltisinde, 12 saat fotoperyotta (kontrol) ve karanlıkta (deney) yetiştirilen H. annuus bitkilerindeki kuru madde miktarının zamanla değişimi.

Tablo 6'daki deęerlerin ve Őekil 6'daki grafiklerin incelenmesinden de anlařılacaęı gibi, kontrol grubu bitkilerinin kotiledonlarında 11. günden itibaren taze aęırlıęın hızla azalmasına karřın, deney grubunun kotiledonlarında taze aęırlık artıřının devam ettięi tespit edildi.

Tablo 6. Hoagland çözeltilisinde 12 saat fotoperyot altında kontrol) ve karanlıkta (deney) yetiřtirilen H. annuus fidelerinin kotiledonlarındaki taze aęırlıęın zamanla deęiřimi (mg/2 kotil.)

| Günler | 12 saat fotoperyotta | Karanlıkta         |
|--------|----------------------|--------------------|
| 0      | 62.10 $\pm$ 2.70     | 62.10 $\pm$ 2.70   |
| 1      | 71.22 $\pm$ 2.80     | 71.22 $\pm$ 2.80   |
| 3      | 111.40 $\pm$ 2.50    | 92.42 $\pm$ 5.10   |
| 7      | 396.32 $\pm$ 10.40   | 125.34 $\pm$ 15.38 |
| 11     | 484.56 $\pm$ 25.84   | 121.74 $\pm$ 5.74  |
| 14     | 394.46 $\pm$ 20.80   | 174.24 $\pm$ 10.36 |
| 17     | 323.12 $\pm$ 66.24   | 222.74 $\pm$ 21.16 |
| 22     | 23.22 $\pm$ 1.64     | 245.88 $\pm$ 23.92 |

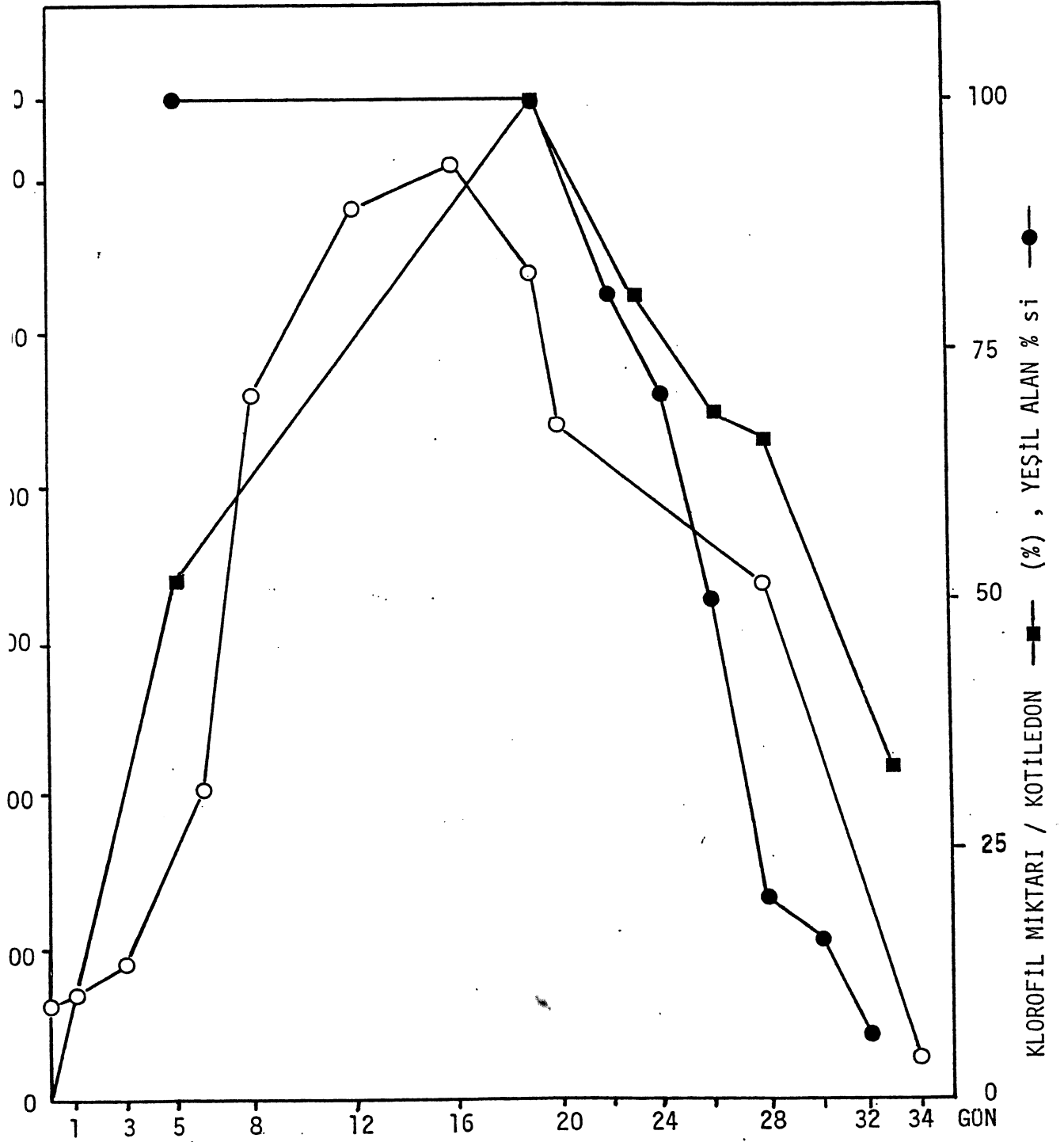


Şekil 5. Hoagland çözeltisinde 12 saat fotoperyot altında (kontrol) ve karanlıkta (deney) yetiştirilen H.annuus fidelerinin kotiledonlarındaki taze ağırlığın zamanla değişimi.

Kontrol grubunun kotiledonlarında beklendiği gibi senesens meydana geldiği halde, tamamen karanlıkta büyütülen deney bitkilerinin kotiledonlarında, bir sürpriz olarak, senesensin meydana gelmediği tespit edildi. Deney bitkilerinin kotiledonlarında, tamamen karanlıkta büyütüldüklerinden dolayı klorofil oluşmadığı için, bu bitkilerde senesensin meydana gelip gelmediği kotiledonların yeşil alan % sine göre değil, taze ağırlık esas alınarak belirlendi. Tablo 7'deki değerlerin ve Şekil 6'daki grafiklerin incelenmesinden de anlaşılacağı gibi, 12 saat fotoperyot altında yetiştirilen bitkilerin kotiledonlarında, kotiledon başına düşen klorofil miktarının azalışı, yeşil alan % sinin azalışı ve taze ağırlığın azalışı birbirine yakın zamanlarda başlayıp paralel gittiği için, tamamen karanlıkta büyütülen bitkilerin kotiledonlarındaki taze ağırlığın azalmayışı, bu kotiledonlarda senesensin meydana gelmediğine işaret sayıldı.

Tablo 7. 12 saat fotoperyot altında, 2 ölçü kum, 1 ölçü funda toprağında büyütülen H. annuus fidelerinin kotiledonlarındaki klorofil miktarının (mg klorofil/kotiledon), yeşil alan % sinin ve taze ağırlığın zamanla değişimi.

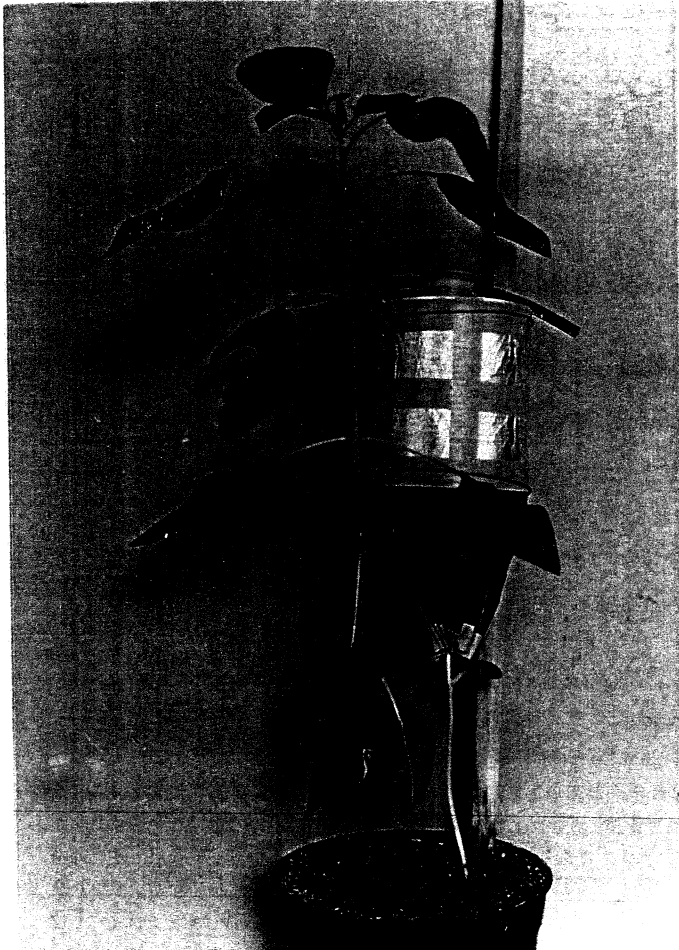
| Günler | Kotiledonların yeşil alan % si | Klorofil/Kotiledon |        | Taze A./2 kot. (mg) |
|--------|--------------------------------|--------------------|--------|---------------------|
|        |                                | (mg)               | (%)    |                     |
| 0      | -                              | 0.0                | 0.0    | 62.10 ± 2.70        |
| 1      | -                              | -                  | -      | 71.22 ± 2.80        |
| 3      | -                              | -                  | -      | 92.42 ± 5.10        |
| 5      | 100.00                         | 0.0269             | 51.83  | -                   |
| 6      | -                              | -                  | -      | 209.32 ± 10.36      |
| 8      | -                              | -                  | -      | 472.24 ± 28.80      |
| 12     | -                              | -                  | -      | 619.24 ± 37.30      |
| 16     | -                              | -                  | -      | 625.22 ± 27.66      |
| 19     | 100.00                         | 0.0519             | 100.00 | 556.10 ± 22.74      |
| 20     | -                              | -                  | -      | 451.78 ± 19.30      |
| 22     | 81.12                          | -                  | -      | -                   |
| 23     | -                              | 0.0422             | 81.31  | -                   |
| 24     | 70.90                          | -                  | -      | -                   |
| 26     | 50.50                          | 0.0359             | 69.17  | -                   |
| 28     | 20.40                          | 0.0347             | 66.85  | 349.90 ± 60.78      |
| 30     | 16.30                          | -                  | -      | -                   |
| 32     | 6.60                           | -                  | -      | -                   |
| 33     | -                              | 0.0178             | 34.29  | -                   |
| 34     | -                              | -                  | -      | 21.86 ± 0.88        |



Şekil 6. 12 saat fotoperyot altında büyütülen *H. annuus* fide-  
lerinin kotiledonlarındaki klorofil miktarının, ye-  
şil alan % sinin ve taze ağırlığın zamanla değişimi



Bu seride, tamamen karanlıkta büyütölen bitkilerin kotiledonlarında senesensin meydana gelmemesinin yanında, bu bitkilerin etiyole olması nedeniyle yapraklarının da gelişmediğı gözlemlendi. Diğer taraftan, III.5. no.lu kısımda da sözü edildiğı gibi, yaprakları koparılan bitkilerin kotiledonlarında senesensin meydana gelmediğı de gözlenmiş olduğundan, ışığın kotiledon senesensi üzerindeki rolünü anlayabilmek için başka bir deney serisi hazırlandı. Bu seride kullanılan deney bitkileri, çimlenmeden itibaren 17.güne kadar 12 saat fotoperyot altında, kontrol grubu bitkileriyle birlikte yetiştirildiler. 17. günde deney bitkilerinin kotiledonları dışarıda kalmak üzere, tüm yaprakları karanlık kutu içine kapatıldı. Bitkinin kutu içine kapatılan kısımlarının havalandırılması temin edildi. Kontrol grubu bitkilerinin kotiledonlarında senesens meydana geldiğı halde, deney bitkilerinin kotiledonlarının yeşil kaldığı görüldü (Fotoğraf 5).



Fotoğraf 5. Yaprakları karanlıkta bırakılan H. annuus fidesinin kotiledonlarında senesensin engellenmesi.

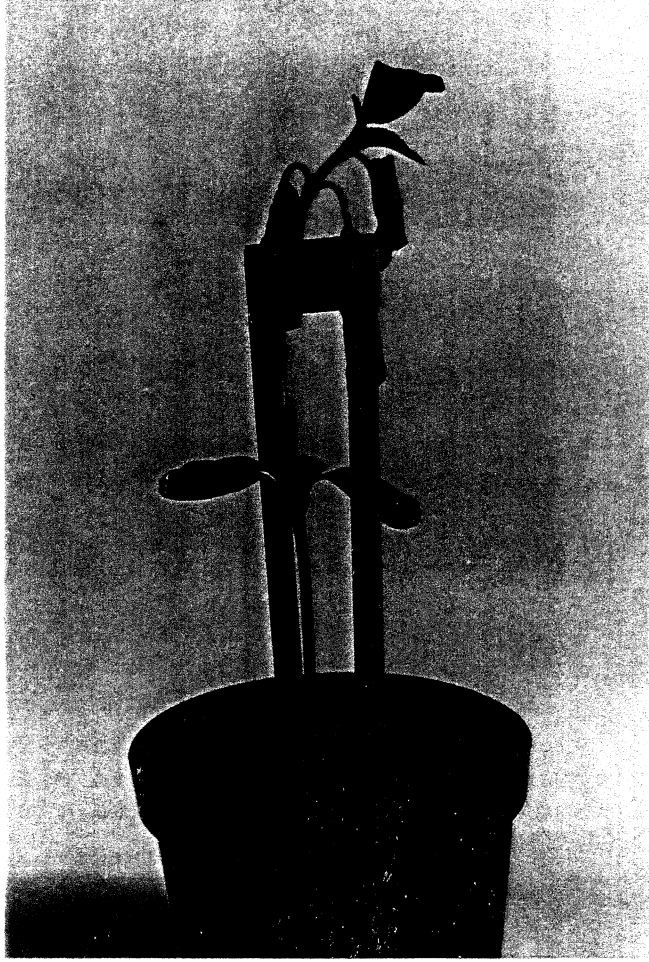
### III.7. SENESENS SİNYALİNİN İLETİMİ

Yukarıda III.3., III.4., III.5. ve III.6. no.lu paragraflarda sözü edilen gözlemlerden ve elde edilen sonuçlardan, ışık varlığında bitkinin yaprakları ile apikal meristeminin işbirliği sonucunda meydana gelen bazı maddelerin kotiledonlara iletilmesi ve orada senesens meydana getirmesi ihtimali üzerinde duruldu. Bu ihtimalin gerçek olup olmadığını denemek için yapılan deneylerde, çimlenmeden itibaren 17. günde bulunan bitkilere II.7. no.lu kısımda sözü edilen yöntem uygulandı. Böylece deney bitkilerinde canlı hücreler üzerinden yapılan madde iletimi durduruldu. Internodyumu haşlanmayan bitkiler ise kontrol olarak kullanıldı. Kontrol grubundaki bitkilerin kotiledonlarında senesens meydana geldiği zaman, deney bitkilerinde kotiledonların halâ yeşil olduğu tespit edildi (Fotograf 6).



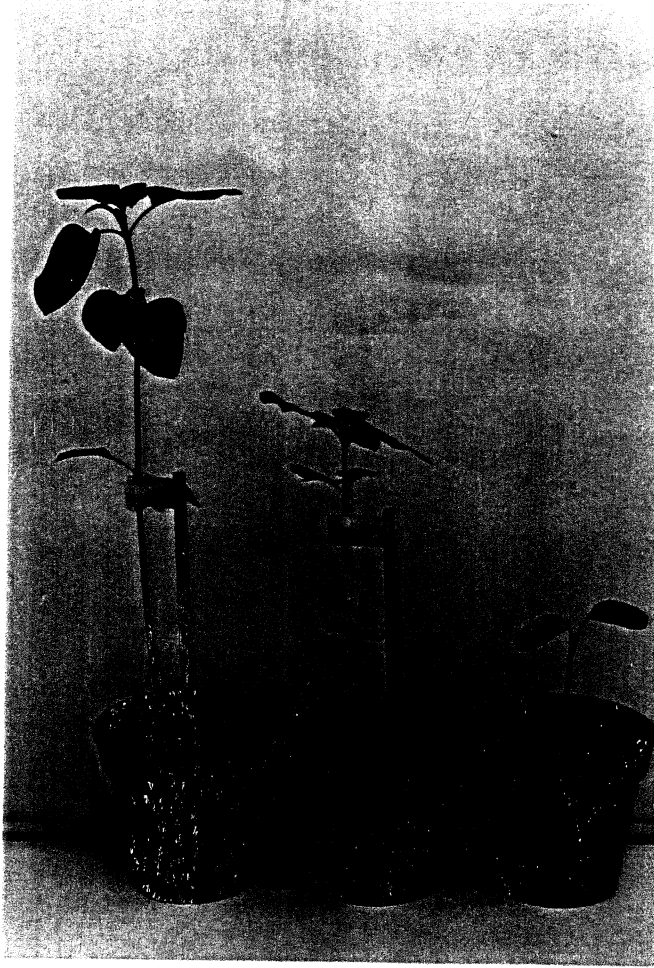
Fotograf 6. Farklı yaşlarda internodyumu haşlanan H. annuus fidelerinin kotiledonlarında senesensin engellenmesi: A) Epikotili koparılan bitki, B) internodyumu 12. günde haşlanan; C) 15. günde haşlanan; D) 16. günde haşlanan; E) 17. günde haşlanan bitkiler, F) kontrol.

Haşlama işleminin 12 günlük bitkilere uygulanması halinde, bu bitkilerin kotiledon saplarının koltuğundaki uyuyan tomurcukların uyandığı ve yaprakların solduğu görüldü (Fotoğraf 7).



Fotoğraf 7. Çimlenmeden itibaren 12. günde bulunan H. annuus fidesinin internodyumunun haşlanması halinde, kotiledon saplarının koltuğundaki uyuyan tomurcukların uyanması.

Ayrıca, internodyumu haşlanan bitkilerin köklerine taşınan besin maddelerinin bloke edilmesi nedeniyle, bu bitkilerin büyümesinde gözle görülür bir yavaşlamanın meydana geldiği tespit edildi (Fotoğraf 8). Internodyumu haşlanan bitkilerin köklerine fotosentez ürünlerinin iletimini sağlamak amacıyla yapılan deneyler ise aşağıda açıklanmıştır:

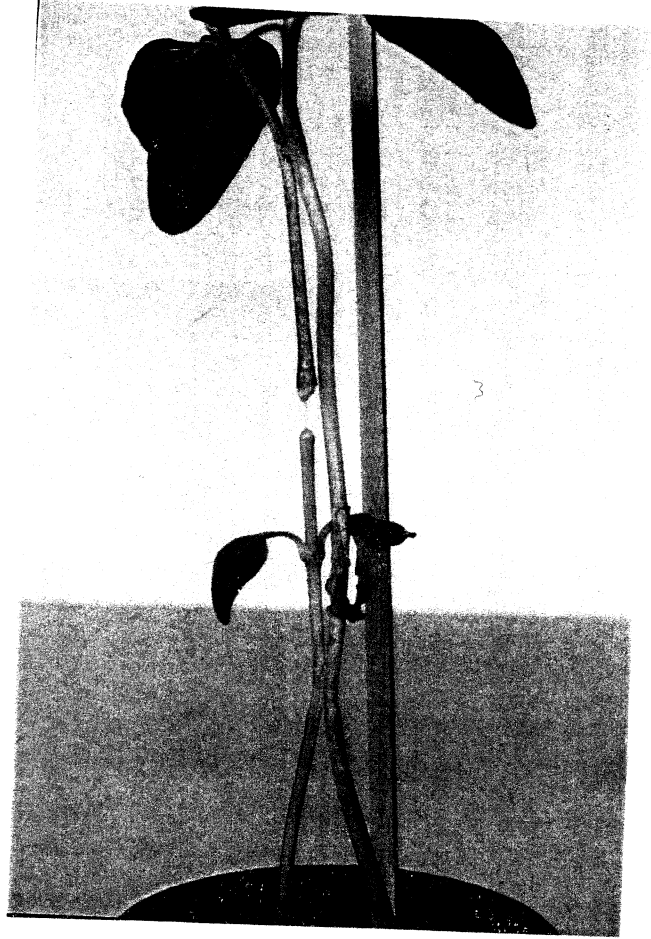
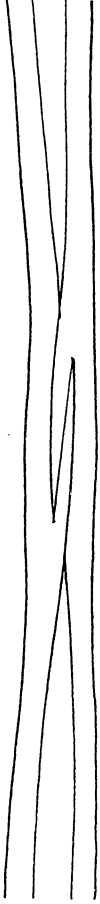


Fotoğraf 8. İnternodyumu haşlanan (ortadaki) bitkinin büyümesinde meydana gelen yavaşlama. Soldaki bitki kontrol, sağdaki ise epikotili koparılmış bir fide.

### III.8. AŞI DENEYLERİ

İnternodyumu haşlanan bitkilerde büyümenin yavaşlamaması için, internodyumu haşlanmış ve haşlanmamış iki bitki arasında biri haşlama bölgesinin üzerinden, diğeri kotiledonların altından olmak üzere iki yerden birbirlerine aşılandılar (Şekil 7 ve Fotoğraf 9). Böylece, bitkilerin apikal meristemlerinde ve yapraklarında sentez edilen asimilatların internodyumdaki aşı noktasından birbirine karışması, sağlam internodyum üzerinden hipokotildeki aşı noktasına iletilmesi ve buradan da her iki bitkinin köküne paylaştırılması sağlanmış oldu. Bu takdirde Fotoğraf 10 da görüleceği gibi, internodyumu haşlanan bitkinin de kendisine aşılanan fakat indernodyumu haş-

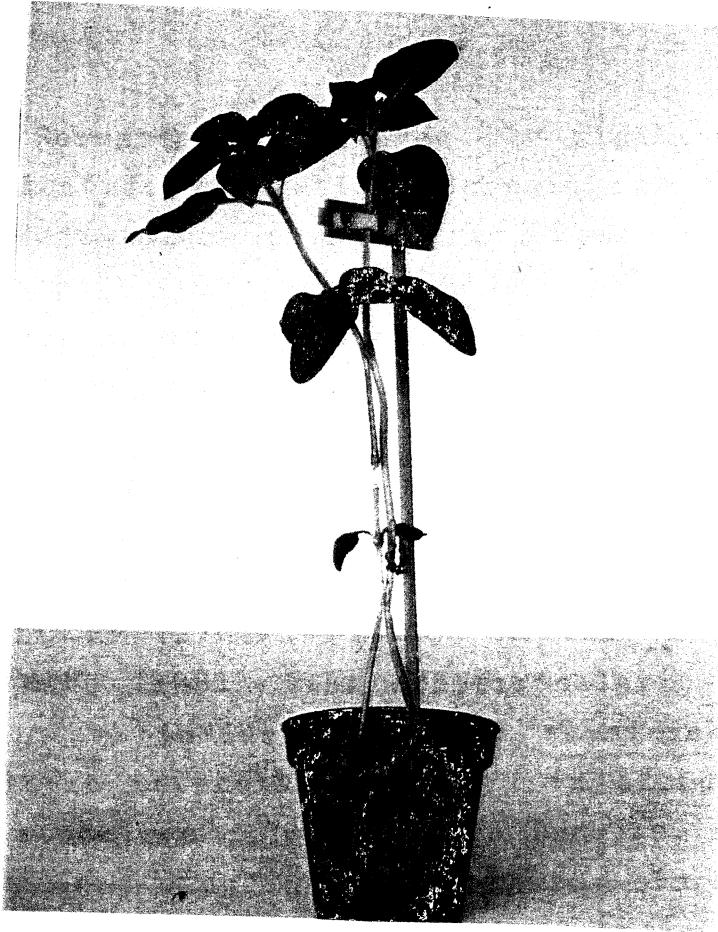
lanmamış olan bitki kadar büyüme ve gelişme gösterdiği tespit edildi.



Şekil 7. Bitkilere uygulan aşınnın şeması

Fotoğraf 9. İnternodyumu haşlanan ve haşlanmayan iki bitkinin birbirine aşılması

Diğer taraftan aşı çiftinde internodyumu haşlanmayan bitkinin kotiledonunda senesens meydana geldiği halde, internodyumu haşlanan bitkinin kotiledonlarının 3 hafta kadar yeşil kaldığı fakat sonunda bu kotiledonlarda da senesens meydana geldiği görüldü.



Fotoğraf 10. İnternodyumu haşlanan bitkide, aşılama yöntemi ile büyümenin hızlandırılması. Bu yöntemle her iki bitkinin de aynı hızla büyümesi sağlanabilmektedir.

#### IV. TARTIŞMA

Senesens ve yaşlanma ile ilgili araştırmaların büyük bir bölümünde, dikkatler hücrenin zar sistemlerinde meydana gelen değişimlere çevrilmiştir. Oysa, zar sistemlerinde meydana gelen bozulmaya yönelik değişimler gözönüne alındığı zaman senesens ve yaşlanma olaylarının birbirinden ayırt edilmesi iyice güçleşmektedir. Nitekim, aynı olay için senesens terimini de, yaşlanma terimini de kullanan araştırmacıların hemen hepsi, zarlardaki yıkılmaları inceleyen araştırmacılarıdır (CHERRY ve ark., 1965; DRAPER, 1969; THOMAS ve STODDART, 1975; CAMP ve ark., 1981). Halbuki, MARTIN ve THIMANN (1972), DRIVDAHL ve THIMANN (1977), MONDAL ve ark. (1978), SATLER ve THIMANN (1981) gibi araştırmacıların yaklaşımlarına göre, senesens ve yaşlanma olayları arasındaki farkı anlamak, bu iki olayın metabolik düzenlerinin bütünüyle farklı olduğunu idrak etmekle mümkün olabilir. Tersine, senesens ve yaşlanmanın aynı şey olduğunu söylemek ise, bir hücrede veya organizmanın başka hücrelerinde meydana gelen ve yer yer üst üste çakışan farklı metabolik reaksiyonların tamamen aynı şeyler olduğunu ileri sürmek gibi bir yanılgıya yol açar.

Bu araştırmada, kotiledonlarda meydana gelen senesens olayının arkasında, çok belirgin bir programa göre yürüyen özel bir metabolizmanın bulunduğu ilişkin, bazı belirtiler saptanmıştır. Kotiledonların ölümüne neden olan metabolik reaksiyonların bir bölümünün, bitkinin apikal meristemi ve yapıları gibi farklı kısımlarında yürüdüğü, o kısımlardaki

reaksiyonların durdurulması veya iptal edilmesi halinde ölümün ertelenmesinden belli olmaktadır. Oysa, soya fasulyesi tohumlarında zamanın fonksiyonu olarak meydana gelen, yapısal ve metabolik bozuklukların (YENTÜR, 1980 ve 1981) başka bir organda yürüyen metabolik olaylarla ilişkili olduğunu düşünmek mümkün değildir. Dahası, yaşlanmanın güdümlü bir metabolik olay olduğunu gösteren herhangi bir veriye de henüz rastlanmıştır, değildir.

Senesens konusunda çözüm bekleyen asıl problem, bitkinin belli bir organında meydana gelen metabolik olayların, başka bir organdaki olayları nasıl etkilediği ve oradaki hücrelerin ölümüne nasıl sebep olduğudur.

Olayın beslenme ile ilgili olduğunu ileri süren, yani "nutrient drain" hipotezini ya da "besinlere karşı rekabet" hipotezini destekleyen araştırmacılar açısından ele alınması halinde, araştırmanın III. 6. no.lu kısmında belirtildiği gibi, tüm bitkinin beslenmesinden sorumlu tutulan kotiledonların, kontrole göre daha erken ölmesi gerekirdi. Çünkü, olaya nutrient drain hipotezi ile yaklaşıncaya, H. annuus embriyosunun besin deposu olan kotiledonların, tohum çimlenmesi sırasında besinlerini tüketip öldüğü sonucuna varılabilirdi. Oysa, tamamen karanlıkta büyütülen fidelerin kotiledonları ışıktaki büyütülen fidelerin kotiledonlarından daha uzun yaşamıştır. Bitkinin kotiledonları hariç tüm yaprakları karanlığa kapatılınca da kotiledonlar fotosentez yapmak suretiyle, yalnız kendisi için değil, kök ve gövdenin tüm heterotrof hücreleri için besin üretmeye ve yaşamaya devam etmektedirler (Fotoğraf 5.). Bu nedenlerden dolayı da olayın beslenme ile doğrudan ilgili olduğunu düşünmek mümkün değildir.

Bu durumda, geriye "bitki ömrünün genetik olarak sınırlanmış" olduğunu ön gören hipotez ile "senesens sinyali" hipotezi kalmaktadır.

Gövdede veya yaprak sapında, canlı hücreler üzerinden (büyük bir ihtimalle floem üzerinden), yapılan madde taşınmasını bloke etmek için canlı hücrelerin haşlanarak öldürül-



mesi, oldukça yaygın şekilde uygulanan bir yöntemdir (WHITEHOUSE ve ZALIK, 1967; NOODÉN ve MURRAY, 1982; BOWLING ve ark., 1985; WOOD ve ark., 1986). Bu yöntemin H. annuus fidelerinin 1. internodyumuna uygulanması halinde, kotiledonlarda senesensin engellendiği tespit edilmiştir. Bu sonuç, gövde apikal meristeminden kotiledonlara iletilen bir ölüm sinyalinin, haşlanan bölgeden aşağıya geçemediği şeklinde yorumlanabilir. Her ne kadar NOODÉN ve MURRAY (1982) soya fasulyesi yaprak sapında senesens sinyalinin ksilem yoluyla taşındığını belirtmişlerse de, bu araştırmada sinyalin kaynağı ile hedefi arasındaki mesafeyi ksilem yolu ile aşması (ksilemdeki su akımının yukarı doğru olması nedeniyle) mümkün olmayabilir. Bununla beraber, senesens sinyalinin floem ya da ksilem yoluyla taşınması konusunda, herhangi bir tercihinin bulunmaması da söz konusu olabilir. Nitekim, internodyumu haşlanan bitkilere III. 8. no.lu kısımda belirtildiği gibi, yanıl aşılama yöntemi ile köprü kurulup, gövde apikal meristemi ile hipokotil arasındaki ilişkinin yeniden sağlanması halinde, yukarıdan hipokotile iletilen senesens sinyalinin hipokotildeki aşıl bölgesinden itibaren yukarı doğru taşındığı, haşlanmış bölgenin altındaki kotiledonlarda, üç hafta sonra da olsa, senesensin meydana gelmesinden anlaşılmaktadır. Bununla beraber, sinyalin akropetal taşınması ile bazipetal taşınması aynı hızda olmayabilir.

Bu araştırmada, senesens sinyalinin varlığına ve sinyalin taşınmasına işaret eden bazı verilerin elde edilmesinden başka, böyle bir sinyalin üretilmesine ilişkin bazı bilgiler de elde edilmiştir. Örneğin, tamamen karanlıkta çimlendirilip büyütülen fidelerin kotiledonlarında senesensin meydana gelmediği, bu bitkilerde kotiledonların kontrole göre daha uzun süre yaşamasından anlaşılmıştır. Dahası, normal koşullar altında gelişen fidelerin kotiledonlarında senesens başlamadan birkaç gün önce, bu bitkilerin kotiledonlarının yukarısındaki kısmının karanlık kutuya kapatılması halinde bile, kotiledonlarda meydana gelmesi beklenen senesens tamamen

engellenebilmiştir. Oysa bu bitkilerde, gövde apikal meristemi ile kotiledonlar arasındaki morfolojik ve anatomik bütünlüğe müdahale edilmemiştir. Yine, normal koşullarda büyü-tülen fidelerin kotiledonlarında, senesens başlamadan önce, apikal meristemine dokunulmadan, yaprakları koparılırsa, ko-tiledonların ömrü uzamaktadır. Hatta, bu bitkilerin yaprakla-rına dokunmayıp, sadece büyüme konisi koparılırsa kotiledon-ların ömrü yine de uzamaktadır. Bu deneylerden ve gözlemler-den elde edilen sonuçlar, senesens sinyalinin varlığını gös-termekten başka, bu sinyalin 1) karanlıkta sentez edilemedi-ği, 2) yaprakların ve apikal meristemin iş birliği ile ışıktaki meydana geldiği, 3) sentez edildiği yerden (muhtemelen apikal meristemden) kotiledonlara doğru taşındığı, 4) floemi ve canlı hücreleri haşlanarak öldürülen internodyumlarda sinyalin ta-şınmadığı ve 5) aşılama yöntemi ile kurulan köprü üzerinden kotiledonların altına (hipokotile) taşınması sağlanan sinyal-in, buradan yukarı doğru hareketle kotiledonlara ulaşabildi-ği, elde edilen veriler arasındadır.

İnternodyumu haşlanan bitkilerde büyümenin yavaşlama-sı, bu bitkilerde yapraklardan aşağıya doğru taşınan asimila-tların köke ulaşmamasından dolayı olabilir. Nitekim, aşıla-ma yöntemi ile köklere besin iletimi sağlandığı zaman büyüme-nin yavaşlamadığı görülmüştür (Fotoğraf 10). Aynı yöntemi uy-gulayan BOWLING ve ark. (1985) ise, internodyumu haşlanan bitkilerin köküne şeker verildiği zaman büyümenin hızlandığı-nı belirtmişlerdir.

12 günlük fidelerin 1. internodyumunun haşlanması ha-linde kotiledon saplarının koltuğundaki tomurcukların uyanma-sı, gövde apikal ucu ile kotiledonlar arasındaki bazipetal IAA taşınmasının bloke edilmiş olmasıyla açıklanabilir (apikal dominansi). Bu bitkilerde yaprakların solması ise ilginç fa-kat, bu araştırmada nedeni incelenmemiş bir olaydır (Fotoğ-raf 7.).

Bütün bu veriler senesens sinyalinin varlığına ve 1. internodyumun haşlanması ile, diğer metabolitler gibi, senesens

sinyalinin de taşınmasının bloke edilebildiğine işaret sayılabilir. bu verilere dayanılarak yapılacak ayrıntılı araştırmalar konunun daha da ayınlanmasına yardım edebilir.

Diğer taraftan, bu araştırmada H. annuus kotiledonlarında gözlenen senesensin, ilgili edebiyatta sözü edildiği şekilde oluştuğu da teyit edilmiştir. Örneğin, FERGUSON ve SIMON (1973)'un elde etmiş olduğu sonuçlara uygun olarak, kotiledonlarda taze ağırlık kaybının meydana gelmesi, zar permeabilitesinin bozulmasına ve senesensin başlamasına işaret kabul edilmiştir. Nitekim, bu araştırmada da, Şekil 6'da görüldüğü gibi, kotiledonların taze ağırlığındaki azalma, klorofil miktarındaki azalmaya ve kotiledonların yeşil alan %'sindeki azalmaya eşlik etmektedir. Bunun yanı sıra, BUTLER (1967)'in da belirtmiş olduğu gibi, tonoplast ve kloroplast zarlarının birbirine yakın zamanlarda, fakat farklı günlerde yıkılmaya başladığı gözönüne alınmalıdır. Nitekim, BUTLER (1967)'in sunduğu verilere göre tonoplastın yıkılışı kloroplast zarlarının yıkılışından daha geç başlayıp, daha erken tamamlanmıştır. Bu araştırmada, taze ağırlık kaybının klorofil kaybından biraz daha önce başlaması, tonoplastın hızla yıkıldığı ve hücrelerin bu yüzden su kaybettiği anlamına gelebilir.

Senesens sinyalinin varlığına işaret eden verilerin elde edilmesinin yanı sıra, bitkilerin ömür uzunluğunu sınırlandıran genetik faktörlerin bulunduğunu ileri süren hipotezin desteklenmesi de mümkündür. Çünkü, senesens sinyali varsa, doğal olarak bu sinyalin sentez edildiği metabolik reaksiyonları katalize eden enzimleri kodlayan genlerin bulunması da gerekir.

Olay, gen işlevi ve protein sentezi açısından ele alınırsa, araştırmada kullanılan H. annuus fidelerinin yapraklarında, 12 saat fotoperyot altında yürüyen metabolik reaksiyonlar sonucunda birtakım maddelerin oluştuğu söylenebilir. Bu maddelerin yapraklardan apikal uca taşındığı ve oradaki metabolik reaksiyonları yönlendirdiği, belki de bu yönlendirme

işlevini gen düzeyinde sürdürdüğü ve bir takım genlerin ekspresyonuna sebep olarak protein sentezi mekanizmasının devreye girdiği düşünülebilir. Çünkü, sözü edilen bu olayların her birine senesens edebiyatında ayrı ayrı rastlanmaktadır. Örneğin, senesens başlamadan önce proteolitik enzimlerin sentez edilmeye başlandığı MARTIN ve THIMANN (1972) tarafından tespit edilmiştir. Hatta, THAYER ve ark. (1987) sitoplazmada bir senesens sinyalinin meydana gelebilmesi için protein sentezine ihtiyaç duyulabileceğini, bu sinyalin meydana gelmesine kadar kloroplastlarda gayet stabil olarak bulunan, ribülozbifosfat karboksilazın hızla yıkılmaya başladığını belirtmiş olması, proteinlerin yıkılması için proteazların sentez edilmesi gerektiğini vurgulamaktadır. Dolayısıyla, senesens ile ilgili olayların sadece katabolik değil aynı zamanda anabolik reaksiyonları da içerdiği, yani olayın başlı başına özel bir metabolizma hüviyetinde olduğu vurgulanmaktadır. Hücrenin her türlü faaliyetinde etkili olan genomun, senesens metabolizmasında da etkili olması gayet doğaldır. Nitekim, CUMMINGS ve ark. (1987), AMBLER ve ark. (1987) gibi araştırmacıların senesens metabolizmasını yönlendiren genom üzerinde çalışmaları zamanımızda dikkatlerin senesens sinyaline ve bu sinyalin sentezi ile ilgili genoma çevrilmiş olduğunu göstermektedir.

## V. LITERATÜR

- AKAMINE, E.K. (1963): Ethylene Production in Fading Vanda Orchid Blossoms. *Science*, 140:1217-1218.
- AMBLER, J.R., MORGAN, P.W. ve JORDAN, W.R. (1987): Genetic Regulation of Senescence in a Tropical Grass. *Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology*. William W. Thomson, Eugene A. Nothnagel ve Ray C. Huffaker, Eds., 1987. The American Society of Plant Physiologists.
- ARNON, D.I. (1949): Copper Enzymes in Isolated Chloroplast. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 24:1-15.
- BOWLING, D.J.F., WATSON, B.T. ve EHWALD, R. (1985): The Effect of Phloem Ringing on Root Growth and Potassium Uptake by *Helianthus annuus*. *Jour. Exp. Bot.*, 36:290-297.
- BRIAN, P.W., PETTY, J.H.P. ve RICHMOND, P.T. (1959): Effect of Gibberellic Acid on Development of Autumn Colour and leaf-fall of Deciduous Woody Plants. *Nature*, 183:58.
- BUTLER, R.D. (1967): The Fine Structure of Senescing Cotyledons of Cucumber. *Jour. Exp. Bot.*, 18:535-543.
- CAMP, P.J., BURKE, J.J., HUBER, S.C. ve MORELAND, D.E. (1981): Biochemical Changes During Senescence of Wheat Leaves. *Plant Physiol.*, 67 Supp., 382.
- CAMP, P.J., HUBER, S.C., BURKE, J.J. ve MORELAND, D.E. (1982): Biochemical Changes that Occur During Senescence of Wheat. *Plant Physiol.*, 70:1641-1646.

- CHERRY, J.H., CHROBOCZEK, H., CARPENTER, W.J.G. ve RICHMOND, A. (1965): Nucleic Acid Metabolism in Peanut Cotyledons. *Plant Physiol.*, 40:582-587.
- COLQUHOUN, A.J. ve HILLMAN, J.R. (1972): The Effects of Abscissic Acid on Senescence in Leaf Discs of Radish, *Raphanus sativus* L. *Planta*, 105:213-224.
- CUMMINGS, D.J., DOMENICO, J.M. ve TURKER, M.S. (1987): Mitochondrial Genomic Changes During Senescence in Fungi. *Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology*. William W. Thomson, Eugene A. Nothnagel ve Ray C. Huffaker. Eds., 1987. The American Society of Plant Physiologists.
- DALLING, M.J. (1987): Proteolytic Enzymes and Leaf Senescence. *Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology*. William W. Thomson, Eugene A. Nothnagel ve Ray C. Huffaker. Eds., 1987. The American Society of Plant Physiologists.
- DRAPER, S.R. (1969): Lipid Changes in Senescing Cucumber Cotyledons. *Phytochem.*, 8:1641-1647.
- DRIVDAHL, R.H. ve THIMANN, K.V. (1977): Proteases of Senescing Oat Leaves. *Plant Physiol.*, 59:1059-1063.
- EL-ANTABLY, H.M.M., WAREING, P.F. ve HILLMAN, J. (1967): Some Physiological Responses to D.L. Abscisin (Dormin). *Planta*, 73:74-90.
- ELLIOTT, D.C., (1983): Inhibition of Cytokinin-Regulated Responses by Calmodulin-Binding Compounds. *Plant Physiol.*, 72:215-218.
- ELLIOTT, D.C., BATCHELOR, S.M., CASSAR, R.A. ve MARINOS, M.G. (1983): Calmodulin Binding Drugs Affect Responses to Cytokinin, Auxin and Gibberellic Acid. *Plant Physiol.*, 72:219, 224.

- ESSER, K. ve KELLER, W. (1976): Genes Inhibiting Senescence in the Ascomycete *Podospora anserina*. *Mol.Gen.Genet.*, 144:107-110. (THIMANN, K.V. 1978: Controlling Factors in Plant Development. *Bot.Mag. Tokyo Special Issue 1*: 19-43.
- EVANS, P.T. ve MALMBERG, R.L. (1989): Do Polyamines have Roles in Plant Development? *Ann.Rev.Plant Physiol. and Plant Mol.Biol.*, 40:235-269.
- FERGUSON, H.R. ve SIMON, E.W. (1973): Membrane Lipids in Senescing Green Tissues. *Jour.Exp.Bot.*, 24:307-316.
- FLETCHER, R.A. (1969): Retardation of Leaf Senescence by Benzyladenine in Intact Bean Plants. *Planta*, 89:1-8.
- GEPSTEIN, S. ve THIMANN, K.V. (1981): The Role of Ethylene in the Senescence of Oat Leaves. *Plant Physiol.*, 68:349-354.
- GOLDTHWAITE, J.J. ve LAETSCH, W.M. (1968): Control of Senescence in *Rumex* Leaf Discs by Gibberellic Acid. *Plant Physiol.*, 43:1855-1858.
- HARRIS, N. ve CHRISPEELS, M.J. (1980): The Endoplasmic Reticulum of Mung-Bean Cotyledons: Quantitative Morphology of Cisternal and Tubular E.R. During Seedling Growth. *Planta*, 148:293-303.
- HARWOOD, J.L., JONES, A.V.H.M. ve THOMAS, H. (1982): Leaf Senescence in a non-yellowing Mutant of *Festuca pratensis*. III. Total Acyllipids of Leaf Tissue During Senescence. *Planta*, 156:152-157.
- HILDEBRAND, F. (1882): Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung. *Botan.Jahrb.*, 2:51-135.
- HILDITCH, P.I., THOMAS, H., THOMAS, B.J. ve ROGERS, L.J. (1989): Leaf Senescence in a non-yellowing Mutant of *Festuca pratensis*: Proteins of Photosystem II. *Planta*, 177: 265-272.

- HURKMAN, W.J. (1979): Ultrastructural Changes of Chloroplasts in Attached and Detached Aging Primary Wheat Leaves. *Am.J.Bot.*, 66:64-70.
- JAMES, A.L., ANDERSON, I.C. ve GREER, H.A.L. (1965): Effect of Naphthalenacetic Acid on Field-grown Soybeans. *Crop. Sci.*, 5:472-474.
- KAUR-SAWHNEY, R., GALSTON, A.W. (1979): Interaction of Polyamines and Light on Biochemical Processes Involved in Leaf Senescence. *Plant, Cell Environ.*, 2:189-196.
- KAUR-SAWHNEY, R., SHIH, L.M., CEGIELSKA, T. ve GALSTON, A.W., (1982a): Inhibition of Protease Activity by Polyamines Relevance for Control of Leaf Senescence. *FEBS Lett.*, 145:345-349.
- KAUR-SAWHNEY, R., SHIH, L.M., FLORES, H. ve GALSTON, A.W., (1982b): The Relation of Polyamine Synthesis and Titer to Aging and Senescence in Oat Leaves. *Plant Physiol.*, 69:405-410.
- KRIZEK, D.T., Mc ILRATH, W.J. ve WERGARA, B.S. (1966): Photo-periodic Induction of Senescence in Xanthium Plants. *Science*, 151:95-96.
- KRUL, W.R. (1974): Nucleic Acid and Protein Metabolism of Senescing and Regenerating Soybean Cotyledons. *Plant Physiol.*, 54:36-40.
- LEOPOLD, A.C. (1961): Senescence in Plant Development. *Science*, 134:1727-1732.
- LEWIS, L.N., PALMER, R.L. ve HIELD, H.Z. (1968): Interactions of Auxins, Abscission Accelerators and Ethylene in the Abscission of Citrus Fruit. *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. p.1303-1313. F.Wightman ve G.Setterfield. Eds., Carleton University.
- LINDOO, S.S. ve NOODÉN, L.D. (1976): The Interrelation of Fruit Development and Leaf Senescence in Anoka Soybeans. *Bot.Gaz.*, 137:218-223.



- MARTIN, C. ve THIMANN, K.V. (1972): The Role of Protein Synthesis in the Senescence of Leaves. I. The Formation of Protease. *Plant Physiol.*, 49:64-71.
- MATILE, P.H. (1978): Biochemistry and Function of Vacuoles. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29:193-213.
- MAYAK, S. ve HALEVY, A.H. (1972): Interrelationships of Ethylene and Abscissic Acid in the Control of Rose Petal Senescence. *Plant Physiol.*, 50:341-346.
- MOLISCH, H. (1928): *Die Lebensdauer der Pflanze*. G. Fisher Verlag, E.H. Fulling, Eng. Trans., Science Press, Lancaster, 1938.
- MONDAL, M.H., BRUN, W.A. ve BRENNER, M.L. (1978): Effects of Sink Removal of Photosynthesis and Senescence in Leaves of Soybean (Glycine max L.) Plants. *Plant Physiol.*, 63:394-397.
- NOODÉN, L.D. ve LEOPOLD, A.C. (1978): Phytohormones and the Endogenous Regulation of Senescence and Abscission. In DS Letham, PB Goodwin, TJ Higgins, eds, *Phytohormones and Related Compounds - A Comprehensive Treatise*, vol II. Elsevier/North Holland, Amsterdam, 329-369.
- NOODÉN, L.D. ve LEOPOLD, A.C. (1980): Phytohormones and the Regulation of Senescence and Abscission. In: *Phytohormones and Related Compounds: A Comprehensive Treatise*, D.S. Letham, P.B. Goodwin, T.J.V. Higgins Eds., Vol. 2, Amsterdam, Elsevier.
- NOODÉN, L.D. ve MURRAY, B.J. (1982): Transmission of the Monocarpic Senescence Signal via the Xylem. *Plant Physiol.*, 69:754-756.
- OLGUN, G. ve OKATAN, Y. (1983): Some Ultrastructural Changes in the Mesophyll Chloroplasts of the poded and the Deflowered Soybean Plants. Abstract. Joint Meeting. Botanical Society of American and Canadian Botanical Association. Developmental and Structural Section, 28.

- OSBORNE,D.J. (1967): Hormonal Regulation of Leaf Senescence. Symp.Soc.Exp.Biol., 21:305-321.
- OSBORNE,D.J. ve HALLAWAY,M. (1960): Auxin Control of Protein-levels in Detached Autumn Leaves. Nature, 188:240-241.
- PARANJOTHY,K. ve WAREING,P.F. (1971): The Effect of Abscissic Acid, Kinetin and 5-Fluorouracyl on Ribonucleic Acid and Protein Synthesis in Senescing Radish Leaf Discs. Planta, 99:112-119.
- PEOPLES,M.B. ve DALLING,M.J. (1978): Degradation of Ribulose-1,5 biphosphate Carboxylase by Proteolytic Enzymes from Crude Extract of Wheat Leaves. Planta, 138:153-160.
- PEOPLES,M.B., BEILHARZ,V.C., WATERS,S.P., SIMPSON,R.J. ve DALLING,M.J. (1980): Nitrogen Redistribution During Grain Growth in Wheat (Triticum aestivum L.). II. Chloroplast Senescence and the Degradation of Ribulose-1,5-BiP Carboxylase. Planta, 149:241-251.
- PERSON,C., SAMBORSKI,D.J. ve FORSYTH,F.R. (1957): Effect of Benzimidazole on Detached Wheat Leaves. Nature, 180: 1294-1295.
- PETERSON,L.W. ve HUFFAKER,R.C. (1975): Loss of Ribulose 1,5 Diphosphate Carboxylase and Increase in Proteolytic Activity During Senescence of Detached Primary Barley Leaves. Plant Physiol., 55:1009-1015.
- PRATT,H.K. ve GOESCHL,J.D. (1968): The Role of Ethylene in Fruit Ripening. Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. p.1295-1302. W.Wightman ve G. Setterfield. Eds., Carleton University.
- RICHMOND,A.E. ve LANG,A. (1957): Effect of Kinetin on Protein Content and Survival of Detached Xanthium Leaves. Science, 125:650-651.

- SANTOS, C.P. ve HALL, D.O. (1982): Thylakoid Polypeptides of Light and Dark Aged Chloroplasts. *Plant Physiol.*, 70: 795-802.
- SATLER, S.O. ve THIMANN, K.V. (1981): Respiration of Oat Leaves During Senescence. *Plant Physiol.*, 67 Supp., 381.
- SRIVASTAVA, B.I.S. ve ARGLEBE, C. (1968): Effect of Kinetin on Ribosomes of Excised Barley Leaves. *Physiol. Plant.*, 21:851-857.
- STEER, M.W. (1988): Plasma Membrane Turnover in Plant Cells. *Jour. Exp. Bot.*, 39:987-996.
- STOREY, R. ve BEEVERS, L. (1977): Proteolytic Activity in Relationship to Senescence and Cotyledonary Development in *Pisum sativum* L. *Planta*, 137:37-44.
- THAYER, S.S., CHOE, H.T., TANG, A. ve HUFFAKER, R.C. (1987): Protein Turnover During Senescence. *Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology*. William W. Thomson, Eugene A. Nothnagel ve Ray C. Huffaker. Eds., 1987. The American Society of Plant Physiologists.
- THIMANN, K.V. (1978): Senescence: In Controlling Factors in Plant Development. Special Issue of the Botanical Magazine, Tokyo, 1:19-43.
- THOMAS, H. (1982a): Leaf Senescence in non-yellowing Mutant of Festuca pratensis. I. Chloroplast Membrane Polypeptides. *Planta*, 154:212-218.
- THOMAS, H. (1982b): Leaf Senescence in a non-yellowing Mutant of Festuca pratensis. II. Proteolytic Degradation of Thylacoid and Stroma Polypeptides. *Planta*, 154:219-223.
- THOMAS, H. ve STODDART, J.L. (1975): Separation of Chlorophyll Degradation from other Senescence Processes in Leaves of Mutant Genotip of Meadow Fescue (Festuca pratensis). *Plant Physiol.*, 56:438-441.

- THOMAS, H. ve STODDART, J.L. (1980): Leaf Senescence. Ann.Rev. Plant Physiol., 31:83-111.
- UEDA, J. ve KATO, J. (1980): Isolation and Identification of a Senescence, Promoting Substance from Wormwood (Artemisia absinthium L.). Plant Physiol., 66:246-249.
- VARNER, J.E. (1961): Biochemistry of Senescence. Ann.Rev.Plant Physiol., 12:245-264.
- WAREING, P.F. ve PHILLIPS, I.D.J. (1981): Growth and Differentiation in Plant. Pergamon Press, Oxford, Third Edition.
- WHITEHOUSE, R.L. ve ZALIK, S. (1967): Translocation of Indole-3-acetic Acid-1'-<sup>14</sup>C and Tryptophan-1-<sup>14</sup>C in Seedlings of Phaseolus coccineus L. and Zea mays L. Plant Physiol., 42:1363-1372.
- WITTENBACH, V.A. (1978): Breakdown of ribulose biphosphate Carboxylase and Change in Proteolytic Activity During Dark Induced Senescence in Wheat Seedlings. Plant Physiol., 62:604-608.
- WITTENBACH, V.A. (1979): Ribulose Biphosphate Carboxylase and Proteolytic Activity in Wheat Leaves from Anthesis through Senescence. Plant Physiol., 64:884-887.
- WITTENBACH, V.A. (1982): Effect of Pod Removal and Leaf Senescence in Soybeans. Plant Physiol., 70:1544-1548.
- WOOD, L.J., Murray, B.J., OKATAN, Y. ve NOODÉN, L.D. (1986): Effect of Petiole Phloem Distribution in Senescing Soybean Leaves. Amer.J.Bot., 73:1377-1383.
- YENTÜR, S. (1980): Some Physiological Changes in Seeds During Aging Process. İstanbul Üniv. Fen Fak.Mec. Seri B, 45: 169-187.
- YENTÜR, S. (1981): Loss of Vigor in Soybean Seeds (Glycine max (L.) merr.) During Accelerated Aging. İstanbul Üniv. Fen Fak.Mec. Seri B, 46:1-19.