

EGE ÜNİVERSİTESİ FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

(YÜKSEK LİSANS TEZİ)

**FARKLI ASMA (*Vitis vinifera* L.) ÇEŞİTLERİNİN
KURAKLIK STRESİNE KARŞI BAZI FİZYOLOJİK
VE BİYOKİMYASAL TOLERANS
PARAMETRELERİNİN ARAŞTIRILMASI**

Yasemin YAĞMUR

**Biyoloji Anabilim Dalı
Bilim Dalı Kodu: 401.03.00
Sunuş Tarihi: Şubat 2008**

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Avni GÜVEN

Bornova-İzmir

III

Yasemin YAĞMUR tarafından **Yüksek Lisans tezi** olarak sunulan **“Farklı Asma (*Vitis vinifera* L.) Çeşitlerinin Kuraklık Stresine Karşı Bazı Fizyolojik ve Biyokimyasal Tolerans Parametrelerinin Araştırılması”** başlıklı bu çalışma, E.Ü. Lisansüstü Eğitim ve Öğretim Yönetmeliği ile E.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü Eğitim ve Öğretim yönergesi'nin ilgili hükümleri uyarınca tarafımızdan değerlendirilerek savunmaya değer bulunmuş ve 04/ 02/ 2008 tarihinde yapılan tez savunma sınavında aday oybirliği / ~~oy çokluğu~~ ile başarılı / ~~başarısız~~ bulunmuştur.

Jüri Üyeleri:

İmza

Jüri Başkanı : Prof. Dr. Avni GÜVEN

Raportör Üye : Prof. Dr. Aynur GÜREL

Üye : Prof. Dr. Nedret TORT



ÖZET**FARKLI ASMA (*Vitis vinifera* L.) ÇEŞİTLERİNİN KURAKLIK STRESİNE KARŞI BAZI FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL TOLERANS PARAMETRELERİNİN ARAŞTIRILMASI****YAĞMUR, Yasemin****Yüksek Lisans Tezi****Biyoloji Bölümü, Botanik Anabilim Dalı****Tez Yöneticisi: Prof. Dr. Avni GÜVEN****Şubat 2008, 108 sayfa**

Bu çalışmada, kuraklık stresinin etkilerini araştırmak için 5 Amerikan asma anacı (1103 P, 110 R, 140 Ru, 41 B, 1613 C) ve 3 yerli şaraplık asma çeşiti (Kalecik karası, Çal karası, Boğazkere) kullanılmıştır. Bu nedenle, köklenmiş gövde çelikleri, (2:1:1:1:1) oranında talaş: toprak: torf: gübre: perlit: çam kabuğu içeren plastik torbalarda (yaklaşık 700 ml) yetiştirilmiştir. İki ay sonunda, bitkiler iki ayrı gruba bölünmüş ve 10 gün boyunca kuraklık stresine maruz bırakılmıştır. İlk grup (kontrol bitkileri) düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanmış, ikinci grup (stres bitkileri) ise bu süre boyunca sulanmamıştır. Stres uygulamasının sonunda, maksimum fotokimyasal verim (Fv/Fm), kondüktivite (EC), paraquat toleransı (PQ), ortalama yaprak taze ve kuru ağırlık, bağıl su içeriği (RWC), fotosentetik pigment (Chl a, Chl b, karotenoit) içeriği, prolin ve protein miktarı, lipit peroksidasyonunun boyutu [malondialdehid (MDA) içeriği] ve hidrojen peroksit (H₂O₂) seviyesi belirlenmiştir.

Kontrol bitkilerine göre, kuraklık stresindeki Kalecik karası bitkisinin maksimum fotokimyasal verimi (Fv/Fm oranı) önemli derecede azalmıştır. Bütün çeşitlerin kondüktivite değerleri incelendiğinde,

VI

kuraklık stresinin bu parametre yönünden önemli etki oluşturmadığı belirlenmiştir. 1103 P'nin paraquata bağlı oksidatif strese en toleranslı, 1613 C'nin ise en duyarlı çeşit olduğu saptanmıştır. Kontrol bitkileriyle karşılaştırıldığında, Boğazkere ve 1613 C stres bitkilerinde ortalama yaş ve kuru ağırlık değerleri önemli derecede azalmıştır. Kuraklık stresi uygulaması, Çalkarası, 41 B, 1613 C çeşitlerinde bağıl su içeriğini (RWC) dikkate değer oranda azaltmıştır. Toplam klorofil ve karotenoit içerikleri, sırasıyla, 1613 C ve 41 B anaçlarında artış göstermiştir. Kuraklık stresi altında, 1613 C, Kalecik karası ve Çal karası çeşitlerinde önemli derecede prolin birikimi belirlenmiştir. Stres uygulaması, 1613 C, Boğazkere, Çal karası, 41 B ve 110 R çeşitlerinde, protein içeriklerinin önemli miktarda azalmasına yol açmıştır. Malondialdehit (MDA) içeriği sırasıyla 1103 P, Boğazkere, 110 R, 1613 C, Çal karası ve 140 Ru çeşitlerinde önemli derecede artmıştır. Ayrıca, 1613 C, 1103 P ve Boğazkere örneklerinin hidrojen peroksit seviyeleri (H_2O_2) diğerlerine göre daha yüksek bulunmuştur.

Sonuç olarak, incelenen tüm parametreler dikkate alındığında, 140 Ru'nun kuraklık stresine en toleranslı, 1613 C'nin ise en duyarlı anaç olduğu belirlenmiştir. Ayrıca, 1613 C anacı ile Kalecik karası, Çal karası ve Boğazkere çeşitlerinin diğer anaçlara göre, kuraklık stresine daha duyarlı oldukları saptanmıştır.

Anahtar Kelimeler: *Vitis vinifera* L., Anaç, Asma, Kuraklık, Fv/Fm, Kondüktivite, Paraquat, RWC, Fotosentetik pigmentler, Prolin, Protein, Lipit Peroksidasyonu, Hidrojen peroksit .

VII

ABSTRACT

INVESTIGATION OF SOME PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL TOLERANCE PARAMETERS AGAINST DROUGHT STRESS OF DIFFERENT GRAPEVINE (*Vitis vinifera* L.) CULTIVARS

YAĞMUR, Yasemin

M. Sc. Thesisi, Biology Department

Supervisor: Prof. Dr. Avni GÜVEN

February 2008, 108 pages

In this study, five American grapevine rootstocks (1103 P, 110 R, 140 Ru, 41 B, 1613 C) and three local wine grapevine cultivars (Kalecik karası, Çal karası, Boğazkere), have been used for the investigation of the effects of drought stress. For this aim, rooted stem cuttings were grown in plastic pots (approx. 700 ml) containing sawdust: soil: peat: manure: vermiculate: pine bark (2:1:1:1:1:1). After two months, plants divided into two groups and subjected to drought stress for 10 day. The first group (control plants) was watered regularly at the field capacity and the second group (stress plants) was not irrigated in this time. At the end of the stress application, maximal photochemical efficiency (Fv/Fm), electrical conductivity (EC), paraquat tolerance (PQ), average leaf fresh and dry weight, relative water content (RWC), photosynthetic pigment (Chl a, Chl b, carotenoid) content, proline and soluble protein contents, the extent of lipid peroxidation [malondialdehyde (MDA) content] and level of hydrogen peroxide (H₂O₂) were determined.

According to the control plants, Fv/Fm ratio of drought-stressed Kalecik karası plant was significantly decreased. When conductivity

VIII

values of all cultivars were measured, this parameter has not been affected by drought treatment. 1103 P has been found most tolerant to paraquat-mediated oxidative stress. On the other hand, 1613 C has been determined the most sensitive cultivar to paraquat stress. Average leaf fresh and dry weights markedly decreased in drought treated Boğazkere and 1613 C plants when compared to control. Drought stress treatment significantly decreased the RWC in Çalkarası, 41 B, 1613 C cultivars. Total chlorophyll and carotenoid contents increased in 1613 C and 41 B rootstocks, respectively. Three of these cultivars, 1613 C, Kalecik karası and Çal karası, showed significant increase in proline accumulation under drought-stress conditions. Stress application caused a decreasing protein content especially in 1613 C, Boğazkere, Çal karası, 41 B and 110 R. Malondialdehyde (MDA) content was significantly increased in 1103 P, Boğazkere, 110 R, 1613 C, Çal karası and 140 Ru by stress treatment. Also, levels of hydrogen peroxide (H_2O_2) of 1613 C, 1103 P and Boğazkere leaf samples were found higher than the other cultivars.

In conclusion, when all parameters were taken into consideration it was determined that 140 Ru is the most tolerant and 1613 C is most sensitive rootstocks to drought stress. In addition, 1613 C rootstock and Kalecik karası, Çal karası, Boğazkere cultivars are more sensitive than other rootstocks to drought stress.

Key Words: *Vitis vinifera* L., Rootstock, Grapevine, Drought, Fv/Fm, Conductivity, Paraquat, RWC, Photosynthetic pigments, Proline, Protein, Lipid Peroxidation, Hydrogen peroxide.

IX

TEŞEKKÜR

Yüksek lisans tez çalışmamın konu seçiminden, tez yazımına kadar her aşamasında ilgi ve desteğini gördüğüm; çalışmalarımın yönlendirilmesi ve sonuçlandırılmasında büyük emeği geçen Tez Danışmanım Sayın Prof. Dr. Avni GÜVEN'e, çalışmalarım boyunca değerli yardım ve katkılarıyla beni yönlendiren ve tez çalışmasında kullandığım analiz yöntemlerinde beceri kazanmamı sağlayan Dr. Lale YILDIZ AKTAŞ'a, ve yine çalışmalarım sırasında yardım ve desteklerini gördüğüm Yük. Biyolog Nezahat TURFAN'a, Biyolog Nevruz LATİF'e, manevi desteklerini benden esirgemeyen değerli aileme, ayrıca çalışmalarım sırasında tüm olanaklarından yararlandığım Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Botanik Anabilim Dalı'na ve çalışma materyali olarak asma çeşitlerini sağlayan Manisa Bağcılık Araştırma Enstitüsünden Müdür Dr. Cemal ILGIN ve Dr. Sumru KADER'e çok teşekkür ederim.

Yüksek lisans eğitimim süresince beni maddi açıdan destekleyen Türkiye Bilimsel ve Teknolojik Araştırma Kurumu'na (TÜBİTAK), ayrıca çalışmamı 2006/FEN/054 numaralı proje olarak desteklemiş olması nedeniyle Ege Üniversitesi Bilimsel Araştırma Projeleri yönetimine teşekkürlerimi sunarım.

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖZET.....	V
ABSTRACT.....	VII
TEŞEKKÜR.....	IX
ŞEKİLLER DİZİNİ.....	XIII
ÇİZELGELER DİZİNİ	XVI
1. GİRİŞ	1
2. MATERYAL VE YÖNTEMLER.....	29
2.1. Bitkisel Materyal	29
2.2. YÖNTEMLER	32
2.2.1. Fotosentetik Verimin Hesaplanması	32
2.2.2. Kondüktivite Ölçümü	32
2.2.3. Paraquat Testi	32
2.2.4. Bağlı Su İçeriğinin Belirlenmesi (Relative Water Content)	33
2.2.5. Fotosentetik Pigmentlerin Ekstraksiyonu ve Kantitatif Tayini.....	33
2.2.6. Bitkisel Materyalde Prolin Miktarının Belirlenmesi	34
2.2.7. Çözünür Protein Miktarlarının Ölçülmesi.....	35
2.2.8. Lipit Peroksidasyonun Malondialdehid (MDA) İçeriği İle Ölçülmesi	36
2.2.9. Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) Miktarının Belirlenmesi	37
2.2.10. İstatistik analizler	37

İÇİNDEKİLER (devam)

	<u>Sayfa No</u>
3. BULGULAR.....	38
3.1. Kuraklık Stresinin Fotosentetik Verim Üzerine Etkisi	38
3.2. Kuraklık Stresinin Kondüktivite (Elektriksel İletkenlik) Üzerine Etkisi	41
3.3. Asma Çeşitlerinde Paraquat (PQ) Stresinin Etkisi.....	42
3.4. Kuraklık Stresinin Yaprak Yaş ve Kuru Ağırlık Üzerine Etkileri	44
3.5. Kuraklık Stresinin Bağlı Su İçeriği (RWC) Üzerine Etkileri	47
3.6. Kuraklık Stresinin Fotosentetik Pigment İçeriği Üzerine Etkisi	49
3.6.1. Kuraklık Stresinin Klorofil a Miktarı Üzerine Etkisi.....	50
3.6.2. Kuraklık Stresinin Klorofil b Miktarı Üzerine Etkisi	52
3.6.3. Kuraklık Stresinin Klorofil a/b Oranı Üzerine Etkisi	53
3.6.4. Kuraklık Stresinin Toplam Klorofil Miktarı Üzerine Etkisi	54
3.6.5. Kuraklık Stresinin Karotenoit Miktarı Üzerine Etkisi	55
3.7. Kuraklık Stresinin Prolin Miktarı Üzerine Etkisi	57
3.8. Kuraklık Stresinin Çözünür Protein Miktarı Üzerine Etkisi	59
3.9. Kuraklık Stresinin Lipit Peroksidasyonu Üzerine Etkisi	61
3.10. Kuraklık Stresinin Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) Oluşumu Üzerine Etkisi	63
4. TARTIŞMA VE SONUÇ	66
KAYNAKLAR DİZİNİ.....	83
ÖZGEÇMİŞ.....	108

XIII

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil

Sayfa

- 2.1. Çeliklerin kesilmesi; çeliklere köklenme uyarıcı olarak indol-3-bütirik asit (IBA) uygulanması; çeliklerin perlit dolu kasalara dikimi; köklendirilmiş çeliklerin perlitten çıkarılması ve (2:1:1:1:1) oranında talaş, torf, perlit, gübre, çam kabuğu ve bahçe toprağı içeren plastik torbalara alınması; fidanların kontrol ve stres olmak üzere 2 gruba ayrılması işlemleri..... 31
- 3.1. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) bazı asma çeşitlerinde fotosentetik verim (Fv/Fm) üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar, standart hata değerlerini işaret etmektedir. 40
- 3.2. Kuraklık stresi uygulanmış (10 gün) asma çeşitlerinde, membran hasarı kondüktivite değerleri (EC) grafiğı. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 42
- 3.3. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşullarında 10 gün) asma çeşitlerinde paraquat toleransı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 43
- 3.4. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşullarında 10 gün) asma çeşitlerinde yaprak yaş ağırlığı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 46

ŞEKİLLER DİZİNİ (devam)

Sekil

Sayfa

- 3.5. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde yaprak kuru ağırlığı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 47
- 3.6. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde bağıl su içeriği üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 48
- 3.7. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları -10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 51
- 3.8. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde klorofil b miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 52
- 3.9. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a/b oranı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 54
- 3.10. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde toplam klorofil miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 55

ŞEKİLLER DİZİNİ (devam)

Sekil

Sayfa

- 3.11. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde karotenoid miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 56
- 3.12. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde prolin miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 58
- 3.13. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde çözünür protein miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 60
- 3.14. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde MDA miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 63
- 3.15. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde H₂O₂ miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir. 64

ÇİZELGELER DİZİNİ

<u>Çizelge</u>	<u>Sayfa</u>
2.1. Deney materyali olarak kullanılan Asma anaçlarının önemli özellikleri (Ahmedullah ve Himelrick, 1990; Stafne ve Carroll, osufacts.okstate.edu).....	29
2.2. Deney materyali olarak kullanılan şaraplık asma çeşitlerinin önemli özellikleri (Çelik ve ark.,1998).	29
3.1. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde fotosentetik verim (Fv/Fm), bağıl su içeriği, paraquat testi ve kondüktivite (Ec) değerleri üzerine etkisi. ±, standart hata.....	39
3.2. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde yaprak yaş ve kuru ağırlığı ile bağıl su içeriği (RWC) değerleri üzerine etkisi. ±, standart hata.	45
3.3. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a, klorofil b, klorofil a/ b, toplam klorofil ve toplam karotenoit miktarları üzerine etkisi. ±. standart hata.	50
3.4. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde prolin ve çözünür protein miktarları üzerine etkisi. ±. standart hata.	58
3.5. Kuraklık stresi uygulamasının asma çeşitlerinde malondialdehit (MDA) ve hidrojen peroksit (H ₂ O ₂) miktarları üzerine etkisi. ±. standart hata.....	62

1. GİRİŞ

Canlıların önemli bir bölümünü oluşturan bitkiler, canlı yaşamın devamlılığı açısından doğanın vazgeçilmez öğelerindendir. Besin piramidinin tabanında yer aldıkları için, ekosistemin primer üreticileri konumundadırlar. Primer üretici organizmalar, yaşadıkları ortamdan aldıkları hammadde (azot, fosfor, potasyum, kalsiyum v.b besin elementleri ile karbondioksit) kullanarak kendileri ve diğer canlıların yaşamları için gerekli olan besinleri sentezleyen organizmalardır. Yeşil bitkilerin önemi, sadece primer üretici olmaları ile sınırlı değildir. Ekosistemin oksijen ve karbondioksit dengesinin korunması ve buna bağlı olarak yeryüzündeki sıcaklık kontrolünün sağlanması da yeşil bitkilerin denetimi altındadır. Bitkiler ayrıca erozyonu önler, toprağa organik madde kazandırır, canlılara barınma ve beslenme ortamı sağlayarak ekosisteme devamlılık kazandırır. Bunların dışında bitkilerin tarımda, mobilyacılıkta, tekstilde, ilaç ve kimya sanayiinde ve süs bitkisi olarak peyzaj düzenlemelerinde de önemli işlevleri bulunmaktadır.

Üstlendikleri tüm bu görevler, bitkilerin doğanın vazgeçilmez unsurları olduklarının çok açık bir göstergesidir. Fakat canlı yaşamı için bu kadar önemli olan bitki gelişimi ve verimliliği, çeşitli çevre faktörlerinden olumsuz etkilenir. Bitkilerin olumsuz çevre faktörleri altında hayatta kalabilmesi, bitki türünün kendine özgü optimum çevre isteklerinin karşılanması ile mümkündür. Bu optimum isteklerde meydana gelen her türlü artış ve azalış bitki için stresi meydana getirir. Diğer bir ifade ile, bitkide metabolizmayı, büyüme ve gelişmeyi etkileyen veya engelleyen, uygun olmayan herhangi bir durum “**stres**”

olarak kabul edilir. Elverişsiz bir çevre faktörüne karşı bitkinin hayatta kalabilme yeteneğine ise “**stres direnci**” denmiştir (Levitt, 1980).

Herhangi bir stres faktörüne maruz kalan organizmanın bütün fonksiyonel düzeylerinde, değişimler ve tepkiler meydana gelir. Stresin ortadan kalkması veya strese karşı direnç sağlanması durumunda, stres geri dönüşümlü olabilir. Ancak stres olayı geçici olarak meydana gelmişse bile, stresin uzun süre devam etmesi, şiddetini arttırması veya dayanıklılık sağlanamaması durumunda, bitki canlılığı gerilemeye başlamakta ve stres devam ettikçe, bu zayıflama daha da ilerlemektedir. Bitki kapasitesinin sonuna ulaşıldığında, o ana kadar belirti göstermeden (latent) kalabilen tepkiler, kronik hastalığa veya geri dönüşümsüz bir zarara yol açabilmektedir (Özcan ve ark., 2004).

Bitkiler yaşamları sürecinde birçok stres faktörü (stresör) ile karşılaşmaktadır. Bu stres faktörlerinin bitkiler üzerindeki etkileri, genellikle eş zamanlı meydana gelmektedir. Stres faktörleri, orijinlerine göre değişik şekillerde sınıflandırılabilirler. Stresörlerin “**biyotik**” ve “**abiyotik**” olarak iki grupta ele alındığı sınıflandırmada abiyotik stres; düşük sıcaklık, tuzluluk, kuraklık, su baskını, sıcaklık, radyasyon, kimyasallar ve kirletici maddeler (ağır metaller, pestisitler ve aerosoller), oksidatif stres (reaktif oksijen türü, ozon), rüzgar (rüzgardaki tuz ve toz partikülleri) ve toprağın besleyicilerden yoksun olması gibi faktörleri kapsamaktadır. Biyotik stres faktörleri ise, patojenler (virüsler, bakteriler ve mantarlar), hayvanlar (böcekler, herbivorlar, kemirgenler), bitkiler (parazit bitkiler, allelopati) ve çeşitli antropogenik aktivitelerdir. Bütün bu stres faktörleri bitkiler için bir tehlikedir ve dünya çapında ürün

verimliliğini kısıtlandırır. Dünya genelinde bitkisel üretimde ürün kaybının başlıca nedeni abiyotik strestir ve önemli tarımsal ürünlerin ortalama üretimini yaklaşık %50 azaltarak tarım endüstrisinin geleceğini tehdit etmektedir (Mahajan and Tuteja, 2005).

Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar stres faktörlerine göre sınıflandırıldığında, doğal bir stres faktörü olan kuraklık stresi % 26'lık payıyla en büyük dilimi içermektedir. Bunu % 20 ile mineral stresi ve % 15 ile soğuk ve don stresi takip etmektedir. Bunların dışında kalan diğer tüm stresler % 29'luk bir pay alırken, yalnızca % 10'luk bir alan herhangi bir stres faktörüne maruz kalmamaktadır (Blum, 1986). Kuraklığın, vejetasyonun global coğrafik dağılımını belirlemesi ve tarımda ürün kazançlarını kısıtlaması yönünden etkili bir faktör olduğu düşünülür (Flexas et al., 1999). Bu durumda, kuraklık stresi büyümeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olup bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı indüklemekte ve buna bağlı olarak bitkiler, sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak tolerans mekanizmaları geliştirebilmektedirler (Arora et al., 2002; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Çölleşme Sözleşmesi'ndeki (UNCCD, 1995) tanımlamalara göre, **kuraklık**, yağışın normal düzeyinin çok altında olduğu koşullarda ortaya çıkan ve arazi kaynakları ile üretim sistemlerini olumsuz yönde etkileyerek, ciddi hidrolojik dengesizliklere yol açan, doğal oluşumlu bir olaydır. Türkeş (1998 ve 1999)'e göre, **kuraklık**; iklimsel değişimlerin neden olduğu geçici bir özelliktir; kurak ve yarı kurak bölgelerin yanı sıra, orta enlemlerin nemli-denizel iklimleri ile diğer iklim bölgelerinde

de oluşabilir. Genel olarak **kuraklık** terimi, topraktaki su içeriğinin, bitkilerin su azlığından sıkıntı çektiği miktara düşünceye kadar, belirgin yağışın olmadığı bir periyodu ifade etmektedir (Özcan ve ark., 2004). Yağışsız dönemin kuraklık oluşturması, toprağın su tutma kapasitesi ve bitkiler tarafından gerçekleştirilen evapo-transpirasyon hızına bağlı olarak gerçekleşmektedir. Kuraklığın yol açtığı stres, birdenbire oluşmaz; yavaşça gelişir ve daha uzun süren bir yoğunlukla artma gösterir. Bu nedenle zaman boyutu, kuraklık stresine karşı hayatta kalabilmede önemli bir role sahiptir (Jones, 1992; Kozlowski and Pallardy, 1997).

Kuraklığı, genel ilkeler içerisinde, **ağır** (ivegen, akut) **kuraklık**, **sürekli** (kronik) **kuraklık** ve **fizyolojik kuraklık** şeklinde üçe ayırmak mümkündür (Eriş, 1990).

Sıcaklıkta artış ya da nemde hızlı bir düşüş, bitkilerde sık sık akut susuzluğa neden olur. Ayrıca, çevrede hareket eden kuru hava kütlesi, bitkilerde hızlı ve akut su kayıplarına neden olabilir. Böyle atmosferik değişiklikler, yaprak ve çevresini saran hava arasında buhar basıncı gradiyentinde önemli bir artışa yol açar. Bu olgu ise transpirasyon oranının artmasına neden olur (Mahajan and Tuteja, 2005). Böyle durumlarda susuzluk kendini şiddetle gösterir; özellikle genç bitkiler ve tohumlar kurur. Yaşlı bitkiler asimilasyon yetersizliğinden dolayı solar, sürgün uçları kurur, verimleri azalır ve kalitesizleşir, büyüme yavaşlar ve durur. Kuraklığın en erken belirtisi solgunluktur. Solgunluk noktası aşılmadığı sürece, bu durumdaki bitkiye su verildikçe solgunluk geçer, aksi halde bitki ölür (Çırak ve Esendal, 2006).

Kronik kuraklık ise toprakta taban suyunun düşmesi sonucu görülür. Böyle bölgelerde bulunan bitkiler, bir yandan taban suyunun düşmesi, diğer yandan da hastalık ve zararlıların etkisiyle zayıf düşerler. Sürekli kuraklık etkisinde kalan bitkilerde önce solgunluk, daha sonra ise ağaçların tepelerinden başlayarak aşağıya doğru inen kuruma hali görülür. Bitkilerde kuruma, metabolizma ve hücre yapısının tamamen bozulmasına ve sonunda enzimle katalizlenen reaksiyonların durmasına neden olabilecek aşırı miktardaki su kaybı olarak ifade edilmektedir (Smirnoff, 1993; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005; Eriş, 1990).

Toprakta yeterli su varlığına karşın, çeşitli nedenlerle bitkinin bu sudan yararlanamaması ise, fizyolojik kuraklık olarak tanımlanır. Başka bir deyişle, yeterli miktarda su içermesi durumunda bile, toprağın su tutma kapasitesinin bitkinin emme kuvvetinden fazla olması nedeniyle, bitkilerin suyu alamadığı topraklar bitki için kurak sayılırlar. Kış aylarında, toprak soğuk ve donmuş durumda iken hava sıcaklığı yükseldiğinde, toprak üstü organlarıyla transpirasyon yapan bitkiler kaybettikleri suyu kökleriyle topraktan alamaz; çünkü toprak suyunun viskozitesi artmıştır. Diğer yandan, toprakta meydana gelen tuzluluk, toprak çözeltisinin ozmotik değerini artırarak, toprak suyunun bitkiler tarafından alınımını güçleştirir. Bazen de bitkiler (özellikle çok yıllık ağaçlar) toprak altındaki geçirimsiz sert bir tabakadan ötürü normal su alımlarını gerçekleştiremezler (Çırak ve Esendal, 2006).

Bitkilerin vejetatif dokularında kuraklık stresine karşı geliştirilen iki ana savunma mekanizması vardır. Bunlar **stresten kaçınma** ve **stres toleransıdır**. Kuraklıktan kaçınmada birkaç yol gözlenmektedir.

Bunlardan ilki, öl efemerlerinde gözlenir. öl efemerleri, kurak mevsim sırasında yalnızca dormant tohumlar olarak varlık göstermek suretiyle kuraklıktan zarar görmeyen tek yıllık bitkilerdir. Uzun süren kurak ve kısa süren yağmurlu mevsimin görüldüğü habitatlarda tek yıllık çeşitli efemeral bitkiler çimlenir, gelişir, çiçeklenir ve tohum bağlar. Bu olaylar birkaç hafta gibi çok kısa sürelerde tamamlanmaktadır. Kurak mevsim başlayınca tohumlar kuruyarak kalan süreyi toprakta uyku halinde geçirirler (Salisbury ve ark., 1992).

İkincisi ise, sukkulent bitkilerde gözlenen, dokularda su depolama ile kuraklıktan kaçınmadır. İnce çeperli olan parankima hücreleri çok fazla genişleme gücüne sahiptir ve yağışlı mevsimlerde hızlı bir şekilde aşırı miktarda su depolar. Bu gibi kserofitlerde su azlığı, krassulasen asit metabolizmasını (CAM) teşvik eder. CAM, stomaların gece açık, gündüz kapalı olduğu bir bitki adaptasyonudur. CAM bitkilerinin su kullanım etkinlikleri, diğer bitkilere göre çok yüksek olup, transpirasyonları da oldukça yavaş gerçekleşmektedir. Su kayıp oranlarının son derece düşük olması, bu tür bitkilerin nem almaksızın uzun periyotlarda canlılıklarını sürdürmelerini sağlamaktadır (Salisbury ve ark., 1992).

Üçüncü bir yol ise, öl herdem yeşil bitkilerinde görülen ve su noksanlığı boyunca dokularındaki turgoru sürdürmek için ozmotik koruyucular sentezleyerek, hücre özsuyunun ozmotik potansiyelini oldukça yüksek değerlerde tutan bitkilerdir (Mundree ve ark., 2002).

Kuraklık toleransı ise türe özeldir ve protoplazmanın su kaybını ciddi boyutta tolere etme yeteneğindedir. Bitkiler aleminde

protoplazmanın kuraklık toleransı, büyük ölçüde değişim göstermektedir (Larcher, 1995). Kuraklığa tam toleranslı olan bitkiler, suyun kısıtlı olduğu periyotlarda, vejetatif dokularındaki bağıl su içeriğinin %5'ine kadar kaybedildiği ve suyun tekrar alınabilmesi durumunda rehidrasyonun gerçekleştiği, dirilen (resurrection) bitkilerdir (Mundree ve ark., 2002). Kuraklığa dayanıklı diğer organizmalar, bazı siyanobakteriler, fungal miseller, değişik yosunlar ve eğreltilerdir (Larcher, 1995).

Stresten kaçınan bitkiler, sadece orta şiddetteki kuraklık stresi durumunda hayatta kalırken, strese toleranslı bitki grupları ise koruyucu mekanizmalarını çalıştırmak suretiyle çok daha şiddetli kuraklık stresi durumlarında hayatta kalabilirler (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Kuraklığa dayanım yönünden bitkiler arasında gözlenen böylesine yoğun varyasyonun nedeni, kuraklık stresi altında bitkilerde meydana gelen morfolojik ve fizyolojik değişimlerdir. Bu değişimlere ilişkin veriler, çalışma konumuzla bağıntılı olarak aşağıda irdelenmiştir.

1. Kuraklığın Morfolojik Etkileri: Bitkiler dokularındaki uygun su içeriğini koruyabilmek için, topraktan iyileştirilmiş su alınımı, difüzyona dayanıklılıkta erken ve etkili bir artış, transpirasyon yüzeyinin azalması sonucu meydana gelebilen su kaybının azaltılması, yüksek bir su iletim kapasitesi veya su depolaması gibi kuraklıktan kaçınma için gerekli fonksiyonel önlemler almaktadırlar. Bu önlemler bitki morfolojisine de yansımaktadır. Yaprak alanının küçülmesi, nemli toprak tabakalarına doğru derinlemesine kök gelişimi ve stomaların kapanması,

kuraklığa karşı savunmanın ilk adımları olarak bitkide görülen değişimlerdir. Kurak koşullarda yapraklarda meydana gelen morfolojik değişimler, genelde transpirasyonla kaybedilen su miktarını azaltmaya; köklerde oluşan morfolojik değişimler ise topraktaki suyu daha yüksek bir kuvvetle absorbe etmeye yöneliktir (Çırak ve Esendal, 2006).

Bitkilerde yaprak yüzey genişliği ne kadar fazla ise, su kaybı da o kadar çok olacaktır. Transpirasyonun azaltılması, mevcut suyun korunmasına yardım eder. Su eksikliği durumunda, yaprak dökümü teşvik edilmekte ve fotosentez sınırlanmaktadır. Birçok olgun bitki, örneğin kuraklığa maruz bırakılan pamuk, yaşlı yaprakların absisyonu ve senesensinin hızlandırılmasıyla kuraklığa cevap vermiştir. Bu proses, ayrıca yaprak alanı ayarlaması olarak bilinir. Bitkilerde, kuraklık stresine karşı yaprak büyümesinin engellendiği ve yeni yaprak oluşumunun sınırlandırıldığı görülmektedir. Bu durum fotosentezin azalmasıyla ilişkilidir (Mahajan and Tuteja, 2005).

Diğer yandan, kuraklık stresine tepki olarak, bazı bitkilerde yaprak yüzeylerinin sık tüylerle kaplanması şeklinde morfolojik değişimler görülür. Bu tüyler, alttaki hücrelerin sıcaklığını 1-2°C düşürerek, transpirasyon hızını azaltır. Ayrıca yaprak epidermal yüzeyi üzerinde oluşan kalın mumsu kütikula tabakası, güneş ışınlarını yansıtarak sıcaklığın etkisini azaltır ve böylece transpirasyon hızı düşürülür. Kurak periyotta bazı otsu bitkiler yapraklarını kurdela şeklinde kıvrarak, transpirasyon yapan yüzeylerini indirgemiş olmaktadır (Göksoy ve Turan, 1991).

Kuraklık koşullarında fotosentez ürünlerinin büyük bölümü kök gelişimi için köklere taşınır. Böylece köklerin ozmotik potansiyeli artarak su emme güçleri yükselir, kök gelişimi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar. Nemli toprak tabakalarına doğru derinlemesine kök gelişimi meydana gelir. Kuraklık stresi altında köklerde meydana gelen bir diğer değişim de kalın bir mantar doku tabakasıyla örtülmeleridir. Bu tabaka, alttaki canlı hücreleri, kurak ve sıcak toprağın etkisinden korumaktadır (Çırak ve Esendal, 2006).

Pool ve Lakso (2000), kuraklık stresinin olgun asma bitkilerinin meyveleri üzerindeki etkilerini de araştırdıkları çalışmalarında, meyvelerde normale göre daha küçük boyutlu oluş, meyve tanelerinde büzüşme ve dökülme, salkımlarda seyrekleşme, salkım eksen uçlarında kuruma ve meyve olgunlaşma zamanında gecikme gibi belirtileri gözlemişlerdir.

2. Kuraklığın Fizyolojik Etkileri: Bitkilerde kuraklık stresinin fizyolojik etkileri “mekanik”, “metabolik” ve “oksidatif etkiler” olarak üç bölümde incelenebilir.

Mekanik etki, bitki hücrelerinde belirgin su kaybı gerçekleştiği zaman, bitkide turgor kaybıyla kendini gösteren birincil strestir (Levitt, 1980). Su kaybı durumunda doğal olarak hacim azalır. Hücre özsuyu konsantrasyonu artar ve protoplazmada artan bir dehidrasyona neden olur. Hücrenin ozmotik su kaybıyla protoplast hücre çeperinden ayrılır. Bu şekilde plazmolize uğramış hücrede, plazma membranı hücre çeperinden ayrılarak, yalnız plazmodezm bağlantılarıyla varlığını

sürdürür. Gerilim altındaki plazma membranı ve tonoplastta gerçekleşen çökme, yırtılmalara yol açabilir (McKersie and Leshem, 1994) ve zarlar üzerinde yerleşmiş olan hidrolitik enzimler serbest kalarak, sitoplazmanın otolizine neden olabilir (Salisbury and Rose, 1992). Bu zarar, normal hücresel metabolizmayı genelde kalıcı olarak bozar. Su eksikliğinde, bitkilerin büyümeyle ve özellikle de uzama büyümesiyle ilgili işlemlerinde yavaşlamalar ve turgorlarında azalmalar meydana gelmektedir (Özcan ve ark., 2004; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Metabolik etki ise, hücrede aşırı su kaybının olması durumunda, hücresel metabolizmanın bozulmasıyla kendini gösteren ikincil streştir. Bu durumda, su kaybıyla gerçekleşen iyon-birikimi, membran bütünlüğünün ve proteinlerin yapısının bozulmasına yol açarak hücreye zarar verebilir (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Kuraklık stresi ile bitkinin protein metabolizmasında, proteinlerin parçalanması ve protein sentezinin azalması şeklinde bozulma meydana gelmektedir. Bu süreçte, proteinlerin yapısında bulunan amino asitlerin su ile etkileşimlerinin bozulduğu (Campbell, 1991) ve bu olgunun protein denatürasyonlarına ve enzim inhibisyonlarına neden olduğu belirtilmiştir (Bray, 1997). Proteinlerin parçalanmasıyla dokularda aminoasitler birikir, enzim kayıpları ortaya çıkar, ABA (absisik asit) artar ve en önemlisi NH_3 (amonyak) gibi toksik bir bileşik ortaya çıkar. NH_3 bitkide metabolik dengenin bozulmasına neden olur (Çırak ve Esendal, 2006). Su eksikliğinin metabolizmada en çok engellediği enzimlerden biri nitrat redüktaz olup, bu yansıma ile protein sentezin azalması hücre bölünmesini baskılamakta, hatta orta şiddetteki kuraklık stresi bile

mitozu yavaşlatabilmektedir. Bu durumdan en fazla hücre döngüsünün S fazının etkilendiği belirtilmektedir (Özcan ve ark., 2004).

Kuraklığın bitkilerde neden olduğu **oksidatif etki**, oksijenin reaktif oksijen türleri oluşturarak, *in vivo* makromoleküllerde geri dönüşümsüz hasar meydana getirmesi diye tanımlanmaktadır. Reaktif oksijen türleri (ROS) eşlenmemiş elektron taşıyıp taşıyamalarına göre 3 grupta incelenir (Çavdar ve ark., 1997):

1- Radikaller: Orbitalinde eşlenmemiş elektron taşıyan, örneğin süperoksit radikali (O_2^-), hidroksil radikali (OH^-) gibi moleküllerdir.

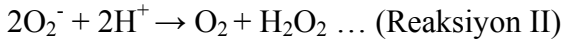
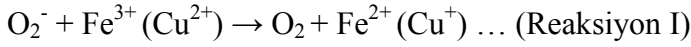
2- Radikal olmayanlar: Eşlenmemiş elektrona sahip olmadıklarından radikal olarak adlandırılmazlar. Örneğin, hidrojen peroksit (H_2O_2), lipid hidroperoksit (LOOH).

3- Singlet oksijen: Yapısında iki adet eşlenmemiş elektron taşıyan bir moleküldür.

Oksijenden kaynaklanan bu oksitleyici radikaller protein, lipid, karbohidrat ve nükleik asitler gibi makromoleküllerle reaksiyona girerek, hücrelerde hasar meydana getirirler (Smirnoff, 1993; Wise, 1995; Bartosz, 1997). Bu kapsamda, moleküler oksijen bizzat bir radikal olup, eşlenmemiş iki elektrona sahiptir. Bu eşlenmemiş elektronların varlığı nedeniyle oksijen, yüksek indirgenme potansiyeline sahip olan çok güçlü bir oksidanttır ve kolaylıkla başka radikallerle reaksiyona girebilir (Durmuş, 2003). Oksijenin toksikliği, elektron ve enerjinin oksijen molekülüne transferinden kaynaklanır. Bu olayların her ikisi de, reaktif

oksijen türleri (ROS) olarak adlandırılan toksik oksijen ürünlerinin oluşumuna neden olur (Marx, 1985; Cerutti, 1994; Wiseman and Halliwell, 1996; Jacobson, 1996). Serbest radikaller, atomik ya da moleküler yapılarda eşlenmemiş elektron taşıyan moleküller olup, oldukça reaktiftirler (McKersie and Leshem, 1994). Stresin en genel özelliği, elektron transferiyle ilgili metabolizmayı bozmak olduğundan, fotosentetik elektron taşıma sistemi bitki dokularındaki reaktif oksijen türlerinin üretilebileceği büyük kaynaktır (Asada, 1994). Su kısıtlı hale geldiğinde, bitkiler stomalarını kapatır; böylece CO₂'in alınımı kısıtlanır. Bu durum kuantum verimini azaltır ve eksitasyon (uyartım) enerjisinin artmasına yol açar (Stuhlfauth et al., 1990). Fotosistem I (PSI), CO₂ konsantrasyonu azaldığında, NADP⁺ (fotosentezdeki e⁻ akseptörü) havuzunu tamamen indirgemekte ve ortamda indirgenecek başka NADP⁺ kalmadığından, sahip olduğu elektronları moleküler oksijene vererek, reaktif süperoksit (O₂⁻) oluşumuna yol açmaktadır. Bu süreç Mehler reaksiyonu olarak isimlendirilir (Tambussi et al., 2000). Birçok türde kuraklık stresi altında artan O₂⁻ oluşum hızı, lipid peroksidasyonuna, yağ asidi doymunluğuna ve sonuçta membranların bütünüyle zarar görmesine neden olur (Sgherry et al., 1996). Süperoksit radikali kimyasal bakımdan çok kararsız bir moleküldür. Bu radikal, ya hücrede mevcut olan Fe³⁺ ve Cu²⁺ metal iyonlarını indirgeyerek kararlı hale geçer (O₂) (Reaksiyon I), ya da tilakoit zarında bulunan süperoksit dismutaz (SOD, süperoksit:süperoksit oksidoredüktaz, EC 1.15.1.1) enziminin katalizlediği bir reaksiyonla hidrojen peroksit (H₂O₂) ve O₂'ne dönüştürülür (Reaksiyon II). Üçüncü bir yol olarak, indirgenmiş metal iyonları varlığında, süperoksit ve hidrojen peroksit, Haber-Weiss

reaksiyonuyla hidroksil ($\text{OH}^\cdot$) radikallerini oluşturmak üzere tepkimeye girebilir (Reaksiyon III) (Bowler ve ark., 1992). Süperoksit ve hidrojen peroksitin, $\text{OH}^\cdot$ radikalini oluşturmak üzere tepkimesi sırasında (Haber-Weiss reaksiyonu), artan demir ya da bakır gibi metal katalizörler, bu reaksiyonları hızlandırmak suretiyle oksidatif hasarı daha da arttırabilir (Fenton reaksiyonu) (Smirnoff., 1993). Bu reaksiyon serisi aşağıya çıkarılmıştır:



Kloroplastlarda CO_2 -indirgeme döngüsünde (Calvin çemberi) görev alan bir çok enzim (örneğin, fruktozbifosfataz, ribulofosfat kinaz, NADP-gliseralehit fosfat dehidrogenaz, v.b.) hidrojen peroksite oldukça duyarlı olduğundan, bu radikal CO_2 fiksasyonu engellemektedir (Satoh ve Murata, 1998). Süperoksit ve hidrojen peroksitin, hidroksil radikaline oranla daha az bir toksisiteye sahip olduğu belirtilmektedir (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Hidroksil radikalleri son derece aktif oksidanlardır. Canlı sistemlerde bu radikal oluştuğunda, etrafındaki bileşiklerle hemen tepkimeye girerek çeşitli hasarlara neden olmakta ve hatta zararlı başka moleküllerin oluşumuna da katkıda bulunmaktadır. Bu moleküller son derece toksik olup, DNA'da çapraz bağlanmalara ve çeşitli mutasyonlara, RNA'da hasarlara neden olmakta, membran ve lipit gibi hücre bileşenlerine zarar vermektedir (Pennycooke et al., 2005). Bitki hücresi hidroksil radikaline karşı koruyucu enzimlere sahip değildir. Bu nedenle,

reaktif süperoksit (O_2^-)'in SOD tarafından hızlıca elimine edilmesi sayesinde metal iyonlarının indirgenmesi önlenmiş olur (Demiral, 2003). ROS oluşumunun sonuçları stresin yoğunluğuna ve hücredeki fizikokimyasal koşullara (antioksidan durum, redoks hali ve pH) bağlıdır. Genellikle stres altında üretilen ROS'ların lipid peroksidasyonu, enzim inaktivasyonu, protein inhibisyonlarına, fotosentezde azalma ve DNA'da mutasyonlara sebep olan zararlı faktörler olduğu kabul edilmektedir (Shewfelt and Purvis, 1995; Alscher et al., 1997).

Aerobik organizmalar, reaktif oksijen türlerinin (ROS) toksik etkinliğinin üstesinden gelmek için, hem enzimatik, hem de enzimatik olmayan bileşenlerden oluşan antioksidan savunma sistemlerine sahiptir. Bu koruyucu sistem, yağda çözünen ve membrana bağlı antioksidanlardan (α -tokoferol, β -karoten gibi), suda çözünen antioksidanlardan (glutasyon ve askorbat gibi), enzimatik antioksidanlardan [süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), peroksidaz (POD), askorbat peroksidaz (APX) ve glutasyon redüktaz (GR) gibi] oluşmaktadır. Biyolojik sistemlerden H_2O_2 'in uzaklaştırılmasında glioksizomlar, peroksizomlar ve mitokondride yer alan katalaz enzimleri ile, çeşitli formlardaki peroksidazlar (glutasyon peroksidaz, askorbat peroksidaz) görev almaktadır. Membrana bağlı antioksidan olan α -tokoferol ve β -karoten, doğrudan lipid peroksidasyonu serbest radikallerinin (triplet klorofil ve $^1O_2$) olumsuz etkilerini gidermektedir. Oysa, glutasyon ve askorbat antioksidanları ise O_2^- ve H_2O_2 'in detoksifikasyonunda etkindir. Tilakoit membranda bulunan süperoksit dismutaz (SOD) daha önce değindiğimiz gibi, süperoksitin H_2O_2 ve O_2 'ne dönüşümünü katalizleyerek savunma sisteminde anahtar

bir rol oynar (Bowler et al.,1992; Demiral, 2003; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Kuraklık stresine maruz kalan bitkiler, antioksidan savunma sistemlerin aktivasyonu ile oksidatif stresin üstesinden gelebilirler. Fakat, radikal üretimi, antioksidan savunma sisteminin kapasitesini aşacak kadar fazla olursa, o zaman bitkide meydana gelecek hasar geri dönüşümsüz olmaktadır (Alexieva, 2003).

Kuraklığın fotosentez mekanizması üzerindeki olumsuz etkisine ayrıntılı bir şekilde değinecek olursak, doğada birçok stres koşulunun birlikte varlığı nedeniyle, bir bitki, yüksek sıcaklıkla eşlik edilen kuraklık gibi bir stres karşısında canlı kalabilmek zorundadır. Bitkiler fotosentez mekanizmasının geri dönüşümsüz hasarlara uğramasını önlemek için, strese hızlı şekilde cevap verirler (Mahajan and Tuteja, 2005). Susuzluğa hemen hemen tüm bitkilerin ilk cevabı, transpirasyonal su kaybını önlemek için stomalarını kapatmaktır (Mansfield and Atkinson, 1990). Su stresine cevap olarak stomal kapanma CO_2 'in alınımını da indirgeyerek fotosentez oranında bir azalmaya yol açar. Çok şiddetli kuraklık koşulları, CO_2 fikse eden ve indirgeyerek organik bileşiklere dönüşmesini sağlayan ribuloz bifosfat karboksilaz (Rubisco) enzim aktivitesindeki azalma yüzünden sınırlı fotosenteze yol açmaktadır (Bota et al., 2004). Başlangıçta fotosentez, stomatal faktörler tarafından azaltılmakta ise de, kuraklık stresinin devam etmesi veya şiddetinin artmasıyla kloroplast ve enzim aktivitesi depresyona uğramakta, bundan dolayı fotosentez stomalar dışındaki faktörler tarafından azaltılmaktadır (Çırak ve Esendal, 2006). Şiddetli su noksanlığına maruz bırakılan bitkilerden izole edilen kloroplastlarda fotosentetik elektron transportu ve fotofosforilasyon kapasitelerinin azaldığı gösterilmiştir (Smirnov, 1993).

Intrasellüler CO₂ düzeyinde düşüş, elektron taşıma zinciri içindeki elemanların indirgenmesine yol açar ve elektronlar fotosistem I (PS I)'de oksijene transfer edilir. Bu durum, süperoksit ve hidroksil radikalleriyle hidrojen peroksit içeren reaktif oksijen türlerini (ROS) meydana getirir. Askorbat ve glutasyon havuzlarını içeren bitkilerde, detoksifiye sistemler ROS'un intrasellüler konsantrasyonunu kontrol eder. Bu kapsamda oluşan ROS'un, redoks sinyal iletimi içinde ikinci bir haberci görevini üstlendiği ve ayrıca hormonlarla dolaylı ilgisi olan olaylarda rol aldığı gösterilmiştir (Foyer and Noctor, 2003). Bu yönüyle, yaprakta belli düzeydeki hidrojen peroksitin, stoma kapanması, yüksek şiddette aydınlatmaya yaprağın alıştırılması ve ısı şoku proteinlerinin indüksiyonunda bir sinyal gibi görev aldığı ileri sürülmüştür (Karpinska et al., 2000). Örneğin, *Arabidopsis*'te stomal kapanmaya yol açan ABA uygulamasının, bekçi hücrelerinde H₂O₂ miktarının artmasına neden olduğu saptanmıştır (Desikan et al., 2004). İzole edilen kloroplastlardaki çalışmalar, iki fotosistemin ve özellikle de fotosistem II (PS II)'nin kuraklık stresi ile etkilendiğini göstermiştir (He et al., 1995). Bu yönüyle, PS II'nin reaksiyon merkezinde yer alan D1 ve D2 proteinleri, fotoinhibisyonun en etkili olduğu bölgelerdir (Baker, 1991). Stresin güçlü olması durumunda, D1 protein sentezi sınırlı hale gelerek, PSII'nin reaksiyon merkezinde D1'in parçalanmasına yol açar. Bunun sonucunda ikinci reaksiyon merkezi polipeptidi olan D2 proteini ve son olarak da tüm PSII parçalanır (He et al., 1995).

Günümüzde, kuraklık stresi altındaki bitkilerde stomaların kapanmasını denetleyen **hormonal kontrol** ve **iyon kontrolü** gibi iki

mekanizmanın varlığı çok iyi bilinmektedir (Çırak ve Esendal, 2006; Taiz and Zeiger, 2008).

Absisik asit (ABA) önemli bir fitohormondur ve çeşitli stres sinyallerine cevapta kritik bir rol oynar. Kuraklığa maruz kalan bitkilerin hücrelerinde ABA miktarının arttığı bilinmektedir. Son çalışmalar kök ksilemi içinde ABA taşınımının, ksilem pH değeri ve gün süresi gibi çevresel faktörlerle ayarlandığı gösterilmiştir (Wilkinson and Davies, 2002). Susuzluk koşulları altında ksilem özsuynun pH'ı artar; bu nedenle kök ksilemi içinde ABA içeriği ve onun sürgünlere taşınımı da artırılır (Hartung et al., 2002). ABA kurak şartlarda stomaların kapanmasını sağlayan bir hormondur. Kuraklık stresine uğrayan bitkilerde stoma hücrelerinde ABA miktarı artmakta, bunun sonucu olarak suda çözünmeyen nişasta oluşmakta ve K^+ iyonu azalmaktadır. Böylece ozmotik değeri azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanmaktadır. Bu mekanizma, hormonal kontrol olarak adlandırılır. Stoma hücrelerindeki K^+ iyonu miktarı da stoma hareketleri üzerine etkide bulunmaktadır. Bitki turgor durumunda iken stoma hücrelerine komşu hücrelerden K^+ iyonları alınır. Böylece ozmotik değeri artan stomalar açılır. Bitkide turgor sona erdiğinde ise, stoma hücrelerindeki K^+ iyonları tekrar bitişik hücrelere geçer ve bu şekilde osmotik değeri azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanır. Bu mekanizma da iyon kontrolü olarak adlandırılır (Çırak ve Esendal, 2006).

Kuraklık stresine karşı oluşturulacak cevabın düzenlenmesindeki ilk basamak stresin algılanmasıdır. Hücreden suyun kaybı, hücresel bir sinyal iletim yolunu tetiklemektedir. Bu durumda su kaybının hücresel

algılanmasını takiben, bir sinyal mekanizması ile spesifik genler aktive edilmektedir (Bray, 1997). Bazı genler kuraklıkstresine oldukça hızlı cevap verirken, diğerleri ABA birikiminden sonra, yavaş olarak indüklenmektedir. Su kaybı ABA üretimini tetikler ve sentezlenen ABA çeşitli genleri uyarır. Kuraklık stresi altında indüklenen genler, metabolik proteinler üreterek hücreleri su noksanlığından korumada ve kuraklık stresine cevapta görev almaktadırlar (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Bu genlerin ürünleri iki gruba ayrılır:

İlk grup stres toleransında işlev gösteren proteinleri içermektedir: Bu kapsamda su kanal proteinleri, ozmotik koruyucuların (şekerler, prolin, glisin-betain) biyosentezinde görev alan enzimler, LEA (geç embriyogenez) proteinleri, şaperonlar, proteazlar, detoksifikasyon enzimleri yer almaktadır (Shinozaki, 1997).

İkinci grup ise strese cevapta rol oynayan genlerin ifadesinde ve sinyal iletiminin regülasyonunda yer alan proteinleri içermektedir: Bu grup örnekleri ise protein kinazlar, transkripsiyon faktörleri ve fosfolipaz C oluşturur (Shinozaki, 1997).

Kuraklık stresine cevapta rol oynayan fonksiyonel proteinler çok çeşitlidir. Bunlara örnek olarak, membranın ozmotik hidrolik iletkenliğini ($\text{m. sn}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) 10-20 kata kadar artıran integral su-seçici “**su kanal proteinleri**” (Martre et al., 2002); translasyonun ardından proteinlerin katlanmalarını ve membran transportuna uygun bir yapıya dönüşmelerini sağlayan, ayrıca kuraklığa, sıcaklığa ve diğer streslere bağlı olarak denatüre olmuş proteinlerin kümeleşmesini önleyen ve kümeleşmiş

protein moleküllerinin renatürasyonunu sağlayan ısı şoku proteinleri “**şaperonlar**” (Iba, 2002); kuraklık sırasında, yeni proteinlerin ve enzimlerin sentezlenebilmesi için eskilerinin yıkımını ve böylece protein dönüşümünü sağlayan “**proteazlar**” (Shinozaki, 1997); su kaybını en aza indirmek üzere suyun bağlanmasından, protein ve membranların kararlılığının devam ettirilmesi, kademeli iyon geçişinin korunması ve aktif oksijen türlerinin yok edilmesine kadar birçok fonksiyona sahip “**geç embriyogenez (LEA) proteinleri**” verilmektedir (Close, 1997; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Bitkiler, ozmotik düzenleme olarak bilinen bir proses ile susuzluk stresinin üstesinden gelmektedirler. Ozmotik düzenleme, hücresel çevrenin su potansiyelindeki düşüşe cevap olarak, hücrede “**ozmolitler**” veya “**ozmotik koruyucular**” olarak bilinen organik ve inorganik katıların aktif birikimini içermektedir (Sánchez et al., 2004). Biriken organik bileşikler hücre içinde kararlı durumda bulunmakta, kolaylıkla metabolize edilememekte ve yüksek konsantrasyonlarda birikimleri durumunda bile hücresel fonksiyonlara karşı herhangi bir etki yapmamaktadırlar (Iba, 2002). Ozmotik düzenleme, su noksanlığına cevapta, katıların net birikimlerine bağlı olarak, ozmotik potansiyelin düşürülmesini ifade etmekte ve büyüme, fotosentez ve stomaların açılması gibi fizyolojik fonksiyonlar üzerinde stresin etkilerinin sınırlandırmasını sağlayan yüksek bir turgor potansiyeli devamıyla sonuçlanmaktadır (Chimenti et al., 2002; Mahajan and Tuteja, 2005). Ozmolitlere örnek olarak; prolin, betainler, dimetilsülfoniopropionat (DMSP), polyoller (mannitol, sorbitol, pinitol), trehaloz ve fruktanlar verilebilir (Smirnoff, 1998).

Bu bileşikler hücreleri hidratlanmış durumda tutmaya yardım eder ve bu nedenle kuraklık ve hücrel dehidrasyona karşı direnç sağlamada işlev görürler (Hoekstra et al., 2001; Ramanjulu and Bartels, 2002). Şeker alkollerinin hidroksil grupları, suyun OH gruplarını, membran lipidleri ve proteinleriyle hidrofilik etkileşimi sürdürmede kullanılır. Böylece, bu moleküller membranların yapısal bütünlüğünü devam ettirmede yardımcı olur. Su stresinde bitki dokularında biriken çözünenlerin en göze çarpan özelliği, hücrelerin normal metabolik proseslerine karışmamalarıdır. Ozmotik koruyucular büyük ölçüde, organeller de dahil olmak üzere, sitoplazmada birikmekte ve vakuolde neredeyse hiç bulunmamaktadır (Moghaieb et al., 2004). Bunlardan prolin, strese cevapta en sık gözlenen amino asitlerden biridir.

Bitkiler yapraklarındaki glutaminden prolin sentezler (Mahajan and Tuteja, 2005). Prolin, ozmotik bir koruyucu olup, subselluler yapıların korunması ile serbest radikallerin uzaklaştırılmasında rol oynar (Mani et al., 2002). Bir diğer ozmotik düzenleyici olan glisin-betain (GB), yüksek tuz konsantrasyonlarında ve aşırı sıcaklıklarda, kompleks protein ve enzimlerin dördüncül yapılarının ve membranların korunmasında, diğer ozmotik koruyuculara göre, çok daha etkilidir (Gorham, 1995). Rafinoz ve galaktinol gibi oligosakkaritler, kuraklığa cevap içinde sentezlenmiş şekerler arasındadır. Bu bileşikler ozmotik ayarlamadan çok, ozmokoruyucu gibi işlev gösterirler (Taji et al., 2002). Bu kapsamda, mannitol doğadaki en yaygın şeker alkollerinden biridir ve hidroksil radikalleri ile ROS indirgenmesinde çalışır ve ayrıca enzimlerin makromoleküler yapısını da stabilize eder (Shen et al., 1997). Bu ozmolitler, susuzluk koşulları altında makromoleküllerle hidrojen bağları

oluşturur ve proteinin 3-boyutlu yapısına geri dönüşümsüz hasarlar verebilen intramoleküler hidrojen bağlarının oluşumunu önler. Belirgin bir ozmotik düzenleme sağlamak için hücrel mannitol konsantrasyonu yetersiz olan transgenik bitkilerde, mannitolün koruyucu etkisinin, artan oksidatif stres direncinde radikal (özellikle hidroksil radikali) uzaklaştırma mekanizmalarında belirlediği ileri sürülmüştür (Shen et al., 1997). Benzer şekilde sukroz da, su noksanlığı (Ramos et al., 1999), tuzluluk (Balibrea et al., 1997) ve düşük sıcaklık (Guy, 1990) gibi çevresel streslere karşı cevapta birçok bitki dokusunda birikmekte ve ozmotik düzenleme ile koruyucu rol oynamaktadır (Wang et al., 2000). Ayrıca sukroz, membran sistemlerinde su uzaklaştığı zaman, fosfolipidlerin devamlılığını sağlayarak, membran çift tabakasını sıvı-katı fazda devam ettirmekte ve çözünür proteinlerdeki yapısal değişiklikleri önlemektedir. Diğer yandan, indirgeyici şekerlerin (glukoz ve fruktoz) strese adaptasyon mekanizmasındaki rolü çok daha tartışmalı olup, hatta bunların dokularda birikiminin birçok yönden zararlı olabileceği belirtilmektedir (Kerepesi and Galiba, 2000). Bu yönüyle, bitkide sukroz sentezi, doğal olarak indirgeyici şekerlerin miktarlarını azaltan bir süreçtir. Kuraklık stresine cevapta oluşturulan ozmotik düzenleme, yukarıda belirtilen ozmolitlerin sentezinde görev alan prolin-5-karboksilat sentetaz, prolin-5-karboksilat redüktaz, betain aldehit dehidrogenaz, kolin monooksidaz gibi spesifik enzimler ile sağlanmaktadır (Bray, 1997; Moghaieb et al., 2004; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Son yıllarda, bitkilerdeki çeşitli stres mekanizmalarının gen düzeyindeki etkinliğinin yoğun olarak araştırıldığı bilinmektedir. Bu

kapsamda, strese cevapta rol oynayan genlerin ifadesinde ve sinyal iletiminin regülasyonunda yer alan protein kinazlar öncelikli olanlardır. MAP kinazlar (Mitogen-activated protein kinases, *MAPK*) tüm ökaryotlarda bulunan serin/treonin protein kinazların oldukça geniş bir ailesi tarafından kodlanmakta (Jonak et al., 1999) ve MAP kinaz yolları hücre dışı sinyallerin hücre içi hedeflere iletiminde yer alan modüller olarak görev yapmaktadır (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Bitkilerde birkaç MAP kinazın hiperozmotik strese cevap içinde aktive edildiği belirlenmiştir. Örneğin, *Alfalfa*'da SIMK (salt stress inducible MAPK, tuz stresi uyarımlı MAPK) olarak isimlendirilen bir 46kDa MAP kinazın orta şiddetteki hiperozmotik strese cevap içinde etkinleştiği saptanmıştır (Munnik et al., 1999). Yine tütün hücrelerinde, SIPK (salicylic acid-induced protein kinase, salisilik asit uyarımlı protein kinaz) olarak isimlendirilen bir SIMK-benzeri MAP kinaz hiperozmotik stres tarafından aktive edilmiştir (Mikolajczyk et al., 2000). İki elemanlı bir histidin kinaz MAPKKK (MAPKK kinaz), MAPKK (MAPK kinaz) ve MAPK (MAP kinaz) içeren birkaç protein kinaz için transkripsiyon düzeyi, ozmotik strese cevapta artmaktadır. Bu olay, ozmotik dengeyi tekrar kurmaya yardım eden osmolitlerin birikimiyle, stres hasarından korunmayla yada LEA/dehidrin-tipi stres genlerinin indüksiyonuyla oluşan tamir mekanizmalarıyla sonuçlanır (Mikolajczyk et al., 2000).

Gen ifadesinin transkripsiyon faktörleri aracılığıyla düzenlenmesi organizmalar arasında oldukça yaygın bir mekanizma olup sekans (dizi)-spesifik olarak DNA'ya bağlanan proteinler ile ilgili genlerin promotor ve etki artırıcı (enhansır) bölgelerinde yerleşmiş *cis*-elementler (aynı etkili elementler) arasındaki etkileşimlere dayanmaktadır (Kalefetoğlu ve

Ekmekçi, 2005). Strese cevap veren genlerin promotörleri DRE/CRT, ABRE, MYCRS/MYBRS'ye benzeyen tipik *cis*-regülatör elementleridir ve çeşitli upstream transkripsiyon faktörleriyle regüle edilir (Mahajan and Tuteja, 2005). DREB2A ve DREB2B benzer transkripsiyon faktörleri dehidrasyona cevapta aktive edilir ve hücrenin ozmotik dengesinin sürdürülmesinde gerekli genlerin indüksiyonuyla tolerans sağlanır (Liu et al., 1998). ABRE elementine spesifik olarak bağlanabilen ve stres genlerinin ifadesinde aktive edilen birkaç temel lösün fermuar (leucine zipper) (bZip) transkripsiyon faktörü (ABF/AREB olarak adlandırılır) izole edilmiştir (Uno et al., 2000; Choi et al., 2000). Transkripsiyon faktörü RD22BP1 (bir MYC transkripsiyon faktörü) ve AtMYB2 (bir MYB transkripsiyon faktörü), MYCRS (MYC tanıma dizilimi) ve MYBRS (MYB tanıma dizilimi) elementlere sırasıyla bağlanabilir ve RD22 geninin ifadesini ortak bir şekilde aktive edebilir (Abe et al., 1997). Soğuk, tuzluluk ve kuraklık stresi, önünde sonunda hücrenin ozmotik dengesini bozar; bu transkripsiyon faktörleri ile birlikte ana stres genleri onların maksimal cevabı için diğerleriyle birlikte etkileşim halinde olabilir ve bitkinin normal fizyolojisini geri getirmeye yardımcı olur (Mahajan and Tuteja, 2005).

Diğer yandan, membran fosfolipitleri olan inositol-1,4,5-trifosfat (IP_3), diaçilgliserol (DAG), fosfatidik asitin (PA) de benzer bir sinyal molekül ağını oluşturan dinamik bir sistem meydana getirdikleri saptanmıştır (Zhu, 2002). Bu yönde fosfolipaz C (PLC), IP_3 ve DAG içinde ikinci bir haberci gibi hareket eden fosfatidilinositol 4,5-bifosfat'ın (PIP_2) hidrolizini kataliz ve IP_3 içsel depolardan Ca^{2+} iyonlarını serbest bırakır. Birkaç çalışma, çeşitli bitki sistemlerinde IP_3 seviyelerinin

hiperozmotik strese cevapta hızlı olarak arttığını göstermiştir (De Wald et al., 2001; Takahashi et al., 2001). Aynı zamanda, ABA uygulamasının da *Arabidopsis* fideleri (Xiong et al., 2001) ve *Vicia faba* bekçi hücre protoplastında (Lee et al., 1996) IP₃ düzeyinin artmasına neden olduğu saptanmıştır. Bir *Arabidopsis* PLC geni olan *AtPLC*'nin, tuz ve kuraklık streslerinde IP₃ düzeyini artırdığı bulunmuştur (Hirayama et al., 1995). Bekçi hücreleri sitoplazmasında IP₃ nedenli Ca²⁺ artışının stomal kapanmaya yol açtığı ve böylece yaprak mezofil hücrelerinde suyun tutulmasını sağladığı belirtilmiştir (Sanders et al., 1999). Mikroenjeksiyon ve farmakolojik deneylerle, ozmotik stresten sorumlu genlerin ifadesine yol açabilen sitoplazmik Ca²⁺ düzeyinde bir artış meydana geldiği gösterilmiştir (Wu et al., 1997).

Diğer yandan, ozmotik stresin yonca, domates ve *Chlamydomonas* hücre süspansiyonunda fosfolipaz D (PLD) aktivitesini de harekete geçirdiği vurgulanmıştır (Munnik et al., 2000). Bu etkinlikte PLD, fosfatidik asit ve serbest baş grupları üretmek için membran fosfolipitlerini bölmektedir. *Craterostigma plantagineum* ve *Arabidopsis*'te, kuraklık stresine cevapta, PLD'nin hızlı bir şekilde aktive edildiği gösterilmiştir (Frank et al., 2000; Katagiri et al., 2001). Börülce'nin kuraklığa dirençli ve duyarlı kültür çeşitlerinde, kuraklık stresi nedenli PLD aktivitesinin irdelendiği bir araştırmada, bu aktivitenin kuraklığa duyarlı kültürlerde daha yüksek olduğu bulunmuştur (El Maarouf et al., 1999). Bu görüşle tutarlı şekilde, PLD aktivitesinin bloke edilmesi, dona toleransın geliştirilmesinde ve stres zararının azaltılmasında etkin rol oynamaktadır. Bu olgular, PLD aktivasyonun, stres zararları süresince lipolitik membran parçalanmasına yol açtığını;

PLD ürünü fosfatidik asitin de stres hasarı etkisini azaltan bir molekül olduğunu göstermektedir. Bu yönde, yapılan fosfatidik asit (PA) uygulamasının stomaların kapanmasına neden olarak, ABA'nın etkisini taklit ettiği belirtilmiştir (Jacob et al., 1999).

Yukarıda çeşitli boyutları ile açıklamaya çalıştığımız kuraklık sorununu incelemeyi hedeflediğimiz Asma (*Vitis vinifera* L.), dünyada ekonomik açıdan en önemli meyve ürününü veren, çok yıllık odunsu tırmanıcı bir bitkidir (Vincent et al., 2007). Bu tür, iklim ve toprak istekleri yönünden çok seçici olmayışı, çok yıllık olması, çoğaltma yöntemlerinin kolay oluşu gibi nedenlerle, dünyada yetiştiriciliği geniş alanlara yayılmış, ekonomik değeri yüksek bir bitkidir. Bağcılık tarihi, Avrupa ile Küçük Asya'nın (Anadolu) doğal florasında yer alan bu türün kültüre alınmasıyla başlamıştır. Bu açıdan, bağcılık için en elverişli iklim kuşağı üzerinde yer alan ülkemiz, asmanın gen merkezlerinin kesiştiği ve ilk kez kültüre alındığı coğrafyanın merkezindeki konumundan dolayı, çok eski ve köklü bir bağcılık kültürü ile zengin bir asma gen potansiyeline sahiptir (Çelik ve ark., 1998).

FAO'nun 2005 yılına ait verilerine göre, dünyada toplam 7 326 445 ha alanda bağcılık yapılmaktadır. Aynı yıla ait üzüm üretimi ise 66 533 393 tondur (FAOSTAT data, 2005). Türkiye, yaklaşık 560 bin hektarlık bağ alanında, yılda yaklaşık 3,6 milyon ton üzüm üretimi ile dünyada alan bakımından 4., üretim bakımından ise 6. sırada yer almaktadır (FAOSTAT data, 2003). Üretilen üzümler sofralık, kurutmalık, şaraplık, şıralık, konservelik ve ayrıca pekmez, pestil, sucuk ve ezme olarak da

değerlendirilmektedir. Son yıllarda üzüm yaprağı da bir ihraç ürünü olarak gelir sağlamaktadır.

Bu kadar geniş alanlarda yetiştiriciliği yapılan, iç tüketim ve ihracatımız için önemli bir yere sahip asma üretiminde, kalite ve verimi etkileyen faktörlerin başında kuraklık stresi gelmektedir. Ege bölgesi ılıman bir iklime sahip olmakla birlikte, uzun süren bir yağışsız periyoda sahiptir. Bu bölgede yaygın olarak yetiştirilen sofralık asma çeşitleri, özellikle Sultani çekirdeksiz asma, periyodik olarak sulanmaktadır. Şaraplık çeşitlerde ise, sofralık olanlara göre daha kısıtlı sulama tercih edilmektedir. Bunun nedeni, optimum veya fazla sulanmış bağlardan elde edilen şaraplarda tat, koku gibi organoleptik özellikleri sağlayıcı sekonder metabolitlerin üretiminin sınırlanmasıdır. Bu nedenle, kaliteli şaraplık üzüm yetiştiriciliğinde, erken vejetatif dönem dışında, sulama kısıtlı olarak yapılmakta veya bu bağların kurulmasında ovalar yerine yamaçlar tercih edilmektedir. Yamaç arazilerde kurulacak olan bağlarda, kaliteli şaraplık üzüm çeşitlerinin yetiştirilmesi, ülkemizin kendine özgü şaraplık çeşitlerinin ve anaç olarak kullanılan çeşitlerin kuraklığa tolerans açısından taranması ile mümkün olacaktır. Sulamaya elverişsiz yamaçlarda kurulan bağların, kuraklık toleransı yüksek çeşitlerden oluşturulması, ekonomik anlamda önemli bir kazanç olmanın yanı sıra, ülkemiz bağcılığının gelişmesini de oldukça hızlandırılacaktır.

Asma ile ilgili uluslararası literatürde Türkiye kaynaklı 43 makale (1997-2006) yer almaktadır. Bunlar arasında çoğunluğu gıda kimyası konusunda olan bu çalışmalardan birkaçı fizyolojik ve biyokimyasal temellidir. Bu kapsamda, Ağaoğlu ve ark.'nın (2004) GAP Bölgesi'nde

üretime uygun tuza toleranslı çeşitlerin belirlenmesini, Turfan (2005)'nın 12 asma kültür çeşitinde düşük sıcaklıkların büyüme ve gelişme üzerine etkilerinin irdelenmesi ile Yıldız-Aktaş ve Güven (2007)'nin bağ küllemesi (*Uncinula necator*) enfeksiyonlu ya da salisilik asit uygulanan Sultani asmada kazanılmış sistemik direncin belirimini fizyolojik ve moleküler düzeyde değerlendiren çalışmalar anılabilir. Bunlar dışında ülkemizde yapılan diğer çalışmalarda, özellikle sofralık çeşitlerde, sulama ve yetiştiricilik bağlamında kuraklık stresi ele alınmış olup, bu çalışmalar da sınırlı sayıdadır.

Dünyada yapılan çalışmalarda ise, asma çeşitleri üzerinde, özellikle şaraplık çeşitlerde yapılan kuraklık stresi çalışmalarında, asma-kuraklık stresi ilişkisi biyokimyasal, fizyolojik ve moleküler düzeyde uluslararası projelerle incelenmektedir (*vitaceae* group). Bunlar dışındaki çalışmalar ise, kuraklığa tolerans mekanizmasının anlaşılmasına ve toleranslı çeşitlerin belirlenmesine yöneliktir. Bu kapsamda, özellikle çeşitlerin kuraklığa toleransına katkı sağlayan bileşenlerin biyokimyasal ve moleküler tanımlanması ve elde edilen sonuçların moleküler ıslah amacıyla ya da genomik çalışmalarında kullanılması hedeflenmektedir.

Ülkemizde yetiştirilen asma çeşitleri arasında kuraklık stresine karşı çeşitli varyasyonlar oluşması doğaldır. Bu önemli genetik farklılık avantajı kullanılarak, hem klasik ıslah çalışmalarında, hem de moleküler biyolojik araştırmalarda, kuraklık stresine dayanıklı yeni genotiplerin geliştirilmesi ve dayanıklılıkta rol alan mekanizmaların belirlenmesi giderek artan bir önem taşımaktadır. Bu amaca erişebilmek için öncelikli yöntem, dayanıklı genotiplerin tespiti ve bunlar ile duyarlı genotiplerin

antioksidan savunma mekanizması açısından karşılaştırılmasıdır. Ekonomik bir tür olan asmada kuraklığa karşı cevapta oluşan bazı fizyolojik ve biyokimyasal tepkilerin farklılığı, kuraklığa tolerans mekanizmasının belirlenmesinde önemli veri sağlayacaktır.

Bu çalışmamızda, olanaklarla bağıntılı olarak, çeşitli asma fidanlarında kuraklığın fizyolojik etkileriyle, bitki üzerinde gözlenebilen veya gözlenemeyen, ancak fonksiyon bozukluklarına neden olan semptomlarının belirlenmesi, kuraklık stresine toleranslı çeşitlerin saptanması ve onların tolerans mekanizmalarının anlaşılmasına katkıda bulunmak amaçlanmıştır. Ayrıca elde edilecek bulgular ve verilerin, kuraklığa toleranslı çeşitlerin belirlenmesiyle üreticilerin yönlendirilmesinde değerlendirilebileceği düşünülmüştür. Bu anlamda çalışmamızın, asma ve kuraklık stresi konusunda ülkemizde yapılacak diğer çalışmalara referans sağlamanın yanı sıra, ülkemiz bağıcılığının gelişmesine de katkıda bulunacağı inancındayız.

2. MATERYAL VE YÖNTEMLER

2.1. Bitkisel Materyal

Manisa Bağcılık Araştırma Enstitü Müdürlüğü'nden alınan 5 anaç ve 3 şaraplık asma, çalışmada bitki materyali olarak kullanılmıştır. Bunlar sırasıyla 1103 P, 110 R, 140 Ru, 41 B ve 1613 C'den oluşan 5 Amerikan asma anaç çeşiti; Kalecik karası, Çal karası ve Boğazkere'den oluşan 3 yerli şaraplık asma çeşitidir. Çizelge 2.1'de deney materyali olarak kullanılan asma anaçlarının, Çizelge 2.2'de ise kullanılan şaraplık asma çeşitlerinin önemli özellikleri verilmiştir.

Çizelge 2.1. Deney materyali olarak kullanılan Asma anaçlarının önemli özellikleri (Ahmedullah ve Himelrick, 1990; Stafne ve Carroll, osufacts.okstate.edu).

Anaçlar	Çaprazlama	Kök sistemi	Dayanıklılık		Tolerans	
			Filoksera	Nematot	Aktif kireç(%)	Tuz (g/l)
1103 P	<i>V.berlandieri</i> x <i>V. rupestris</i>	derin	yüksek	düşük	17	0.6
110 R	<i>V.berlandieri</i> x <i>V. rupestris</i>	derin	yüksek	düşük	17	-
140 Ru	<i>V.berlandieri</i> x <i>V. rupestris</i>	derin	çok yüksek	düşük	20	-
41 B	<i>V.berlandieri</i> x <i>V.vinifera</i>	-	çok yüksek	çok düşük	40	Çok duyarlı
1613 C	<i>V.solonis</i> x <i>V. othello</i>	-	orta	iyi	düşük	-

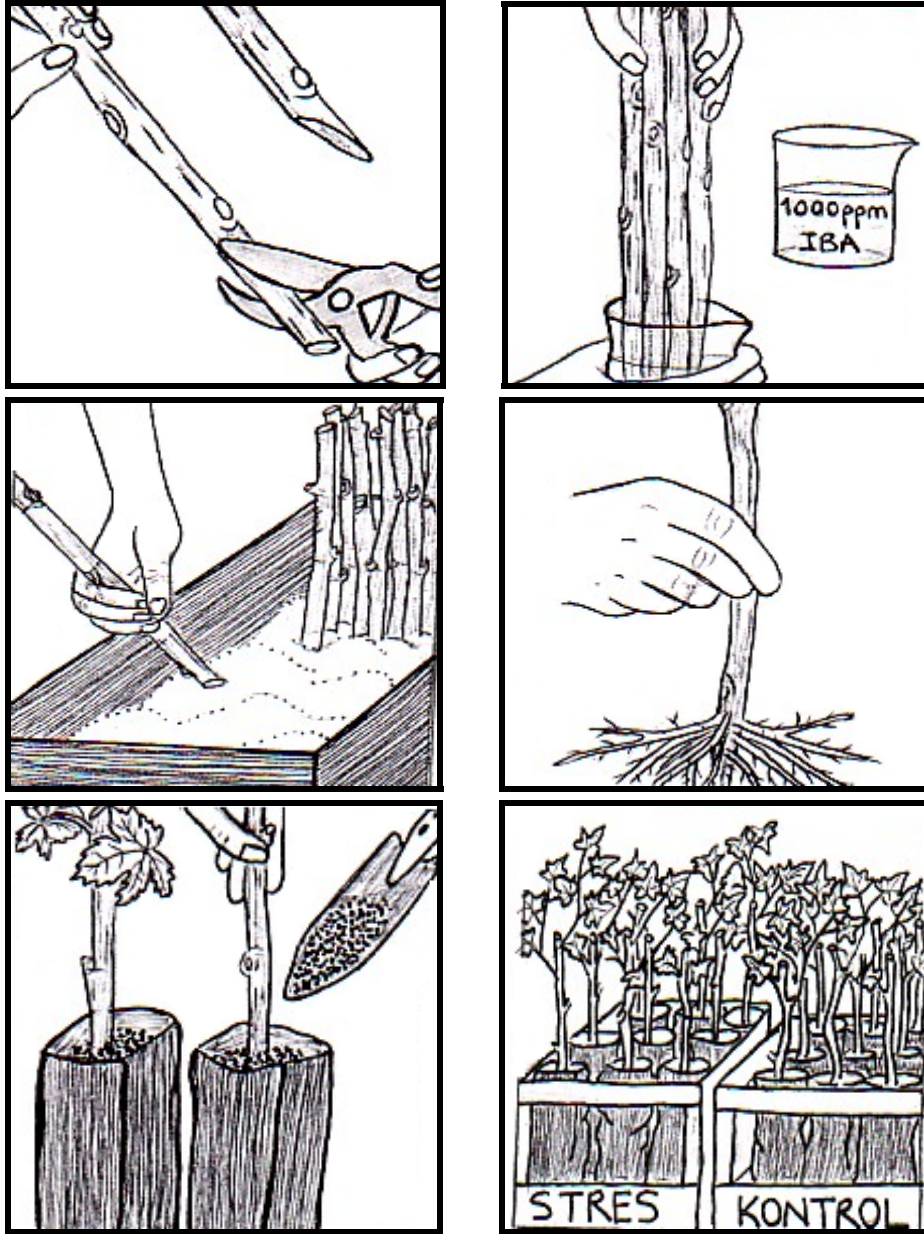
(-) veri bulunmamaktadır.

Çizelge 2.2. Deney materyali olarak kullanılan şaraplık asma çeşitlerinin önemli özellikleri (Çelik ve ark.,1998).

Şaraplık çeşitler	Köken	Renk	Tane şekli ve iriliği	Olgunluk zamanı	Budama isteği
Kalecik Karası	yerli	siyah	yuvarlak /orta	orta mevsim	karişik
Çal karası	yerli	siyah	elips /orta	orta mevsim	karişik
Boğaz kere	yerli	siyah	yuvarlak /orta	geç	karişik

Manisa Bağcılık Araştırma Enstitü Müdürlüğü'nden alınan toplam 113 çelik, alt boğumun hemen altından düz, üst boğumun 1.5-2.0 cm üzerinden yaklaşık 45⁰'lik açı oluşturacak şekilde meyilli kesilmiştir. Daha sonra çeliklere, köklenme uyarıcı olarak 1000 ppm indol-3-bütirik asit (IBA) uygulanmış ve perlit ile doldurulmuş kasalara dikilerek sulanmıştır. Çelikler devamlı sulanarak köklenmeleri beklenmiştir. Köklenen asma çelikleri talaş, torf, perlit, gübre (1 yıllık hayvan gübresi), çam kabuğu ve bahçe toprağı (2:1:1:1:1:1) içeren plastik torbalara köklü fidan olarak alınmıştır.

Fidanlar gruplandırılıp kasalara alındıktan sonra, 3 hafta boyunca sera koşullarına alıştırılmış ve düzenli olarak sulanmıştır. Daha sonra bitkiler açık havaya taşınmış ve 1 ay boyunca düzenli şekilde sulanarak yapraklanmaları beklenmiştir. Bu sürenin sonunda fidanlar kontrol ve uygulama (stres) olmak üzere 2 gruba ayrılmıştır (Şekil 2.1). Kontrol bitki grupları iki günde bir tarla kapasitesinde sulanırken, stres grubu 10 gün boyunca sulanmayarak kuraklık uygulamasına maruz bırakılmıştır (Patakas ve ark., 2002; Bertamini ve ark., 2006). Bu sürenin sonunda denemeye son verilmiş ve bitkiler hasat edilmeden önce fotosentetik verim ölçümleri (PSII aktivitesi) yapılmıştır. Daha sonra hasat edilen bitkilerin yapraklarında, bağıl su içeriğı (RWC), kondüktivite ve paraquat ölçümleri hasattan hemen sonra yapılmıştır. Geri kalan yapraklar tartılıp sıvı azottan geçirildikten sonra -20°C derin dondurucuda analizler yapılncaya dek korunmuştur. Dondurucuda tutulan örneklerde, klorofil a, klorofil b ve karotenoit pigment miktarları, prolin miktarı, çözünür proteinlerin miktarı, lipit peroksidasyon (MDA miktarı) ve Hidrojen peroksit (H₂O₂) miktarı analizleri yapılmıştır.



Şekil 2.1. Çeliklerin kesilmesi; çeliklere köklenme uyarıcı olarak indol-3-bütirik asit (IBA) uygulanması; çeliklerin perlit dolu kasalara dikimi; köklendirilmiş çeliklerin perlitten çıkarılması ve (2:1:1:1:1) oranında talaş, torf, perlit, gübre, çam kabuğu ve bahçe toprağı içeren plastik torbalara alınması; fidanların kontrol ve stres olmak üzere 2 gruba ayrılması işlemleri (orijinal).

2.2. YÖNTEMLER

2.2.1. Fotosentetik Verimin Hesaplanması

Klorofil floresans ölçümleri için, öncelikle yaprak örnekleri karanlığa adapte edilmiştir (30 dk). Karanlığa adaptasyondan sonra, Plant Efficiency Analyser (Hansatech, UK) cihazı kullanılarak, fotosistem II'nin maksimum kuantum verimi (F_v/F_m : değişken ve maksimum floresans oranı) ölçülmüştür.

2.2.2. Kondüktivite Ölçümü

Kondüktivite ölçümü için, 1 mm çapında 6 yaprak diski alınıp, 40 ml saf su içeren tüplere konarak, ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı yürütülmüştür. 24 saat süresince 20 °C'ta çalkalayıcıda tutulan örneklerin spesifik kondüktivitesi, WTW Inolab 720 model kondüktivitemetre ile ölçülmüştür. İlk ölçümler (L1) alındıktan sonra solüsyon 100 °C'ta ayarlı su banyosunda 10 dakika bekletilmiş; daha sonra oda sıcaklığına gelinceye kadar soğumaya bırakılmış ve ikinci ölçümler (L2) alınmıştır. Örneklerde membran hasarı, kondüktivite değerlerine göre $(L1 / L2) \times 100$ formülünden hesaplanmıştır (Lutts ve ark., 1996).

2.2.3. Paraquat Testi

Paraquat testi için, Altinkut ve ark. (2001) tarafından belirtilen yöntem kullanılmıştır. 1 cm çapında 6 yaprak diski alınmış ve 3 tanesi 500 µl, diğer üçü ise 100 µl oranında paraquat içeren 20 ml hacimdeki

kaplara konulmuştur. Paraquat içeren steril sudaki yaprak diskleri ışık altında 24 saat bekletildikten sonra, 652 nm’de spektrofotometrik olarak toplam klorofil miktarı belirlenerek, paraquat toleransı saptanmıştır.

$$\text{mg toplam kl / g doku} = [(D_{652} \times 1000) / 34.5]$$

2.2.4. Bağlı Su İçeriğinin Belirlenmesi (Relative Water Content)

Bağlı su içeriği tayini (RWC), Ekanaye ve ark. (1993) yöntemine göre yapılmıştır. Yapraklardan alınan disklerin (1 mm çapında 6 disk) taze ağırlıkları tartıldıktan sonra, diskler 14 ml distile su içeren plastik tüplere ikişer ikişer konmuş, ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı yürütülmüştür. Daha sonra tüpler +4 °C’ta 19 saat bekletilerek, örneklerin turgorlu hale gelmesi sağlanmıştır. Turgorlu ağırlıkları tartılan yaprak diskleri daha sonra alüminyum folyoya sarılarak, 65-70°C’ta ayarlı etüvde 48 saat tutulmuş ve kuru ağırlıkları kaydedilmiştir. Elde edilen değerler aşağıdaki formülde yerine konularak bağlı su içeriği belirlenmiştir.

$$\text{Bağlı Su İçeriği (\%)} = (\text{Taze ağırlık} - \text{Kuru ağırlık} / \text{Turgorlu ağırlık} - \text{Kuru ağırlık}) \times 100$$

2.2.5. Fotosentetik Pigmentlerin Ekstraksiyonu ve Kantitatif Tayini

Klorofil tayini için, 1 mm çapında 4 yaprak diski alınmış, ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri dört tekrarlı yürütülmüştür. Herbir yaprak diski 1 ml %80 lik asetonda homojenize edilmiştir. Homojenat

filtre kağıdından süzölmüş ve son hacmi 1 ml'ye tamamlanmıştır. Hazırlanan ekstraktın pigment absorpsiyon değeri 663, 645 ve 450 nm dalga boylarında spektrofotometrede ölçölmüştür. Witham ve ark. (1971) yöntemine göre, pigment ekstraktlarının farklı dalga boylarında yapılan optik yoğunluk (D) ölçömlerinden elde edilen değeri, aşağıda gösterilen eşitliklerde yerlerine konarak, yaprak dokusunun gramında bulunan klorofil a, b, total klorofil ve karotenoid pigmentlerinin miktarları mg olarak hesaplanmıştır.

$$\text{mg kila/g doku} = [12.7 (D_{663}) - 2.69 (D_{645})] (V / 1000.W)$$

$$\text{mg klb/g doku} = [22.9 (D_{645}) - 4.68 (D_{663})] (V / 1000.W)$$

$$\text{mg toplam kl/g doku} = [20.2 (D_{645}) + 8.02 (D_{663})] (V / 1000.W)$$

$$\text{mg karotenoid/ doku} = (4.07 \times D_{450}) - (0.0435 \times \text{kila miktarı} + 0.367 \times \text{klb miktarı})$$

Eşitliklerde: D, klorofil ekstraktının belirtilen ışık dalga boylarındaki optik yoğunluğu (absorbans değeri); V, % 80'lik aseton son hacmi; W, ekstre edilen dokunun gram olarak yaş ağırlığını göstermektedir.

2.2.6. Bitkisel Materyalde Prolin Miktarının Belirlenmesi

Prolin miktarı, Bates ve ark. (1973) yöntemine göre spektrofotometrik olarak asit ninhidrin yöntemiyle belirlenmiştir. Bu amaçla, yaprak örnekleri (0.5 g) porselen havanda sıvı azot içinde iyice ezilmiş ve üzerine %3 lük sülfosalisilik asit konarak homojenize edilmiştir. Ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı ve iki paralelli olarak yürütölmüştür. 2 ml filtrat alınarak üzerine 2 ml asit ninhidrin ve 2 ml glasiyel asetik asit ilave edilerek 1 saat süreyle 100 °C'ta su banyosunda bekletilmiştir. Reaksiyonun durdurulması için tüpler 5 dk buz banyosunda

tutulmuştur. Tüplerdeki çözeltiye ve standartlara (Sigma) 2 ml soğuk tolüen ilave edildikten sonra kısa süreli olarak vortekslenmiştir. Örneklerden tolüen fazı pipetle aspire edilerek spektrofotometrede (Unicam Helios model UV–VIS) 520 nm dalga boyunda absorbans değerleri alınmıştır. Elde edilen absorbans değerleri, prolin standart grafiği yardımıyla μg prolin konsantrasyonu olarak hesaplanmış ve belirtilen yöntemde verilen eşitlikte değerler yerine konularak yaprakta bulunan prolin miktarı belirlenmiştir.

2.2.7. Çözünür Protein Miktarlarının Ölçülmesi

Çözünür protein miktarı, Bradford'a (1976) göre BSA (Bovine serum albumin) standartları kullanılarak spektrofotometrik (Unicam Helios model UV–VIS) olarak tayin edilmiştir. Bu yöntem, fosforik asitli ortamda proteinlerin Coomassie Brilliant Blue R250 reaktifi (Sigma) ile kompleks oluşturması ve oluşan kompleksin 595 nm dalga boyunda maksimum absorpsiyon göstermesi esasına dayanmaktadır.

Protein tayini için, alınan yaprak örnekleri (0.5 g) porselen havanda sıvı azot içinde iyice ezilmiş ve üzerine EDTA (1 mM) ve 0.2 g, 1x8 (200-400) mesh Dowex içeren 3 ml 0.05 M sodyum fosfat (pH 7.6) tamponu ilave edilerek homojenize edilmiştir. Ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı olarak yürütülmüştür. Çift kat tülbent bezinden tüplere süzülen homojenatdan mikropipet yardımıyla 1 ml alınarak ependorf tüplerine konulmuş ve +4 °C'ta 13.000 g x 20 dk santrifüjlenmiştir. Santrifüj işleminden sonra süpernatant alınarak, üzerine 1,5 ml Coomassie Brilliant Blue protein boyası içeren BioRAD

reaksiyon karışımından ilave edilmiştir. Birkaç saniye vortekslenen örneklerin, oda sıcaklığında 10 dk beklendikten sonra, spektrofotometre (Unicam Helios model UV-VIS) ile 595 nm deki absorbans değerleri alınmıştır.

Bovin serum albumin (BSA-Sigma) standartlarının (0.01-0.08 mg/ml) 595 nm'deki absorbans değerleri alınarak standart grafik çizilmiştir. Protein tayini için elde edilen ekstraktların absorbans değerleri, BSA standartları (0,01-0,08 mg/ml) ile oluşturulan kalibrasyon eğrisine uygulanmış ve deneme meteryali olarak kullanılan asma bitki örneklerindeki çözünebilen toplam protein miktarları (mg/ml) bulunmuştur.

2.2.8. Lipit Peroksidasyonun Malondialdehid (MDA) İçeriği İle Ölçülmesi

Lipit peroksidasyonu için, yaprak örnekleri (0.5 g) porselen havanda sıvı azot içinde iyice ezilmiş ve %1 lik TCA (trikloroasetik asit) ilave edilerek homojenize edilmiştir. Daha sonra mikropipet yardımıyla ependorf tüplerine alınan homojenatlar 10.000 g 20 dk santrifüjlenmiştir. Ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı ve iki paralelli olarak yürütülmüştür. Süpernatant alınarak üzerine tiyobarbitürik asit içeren % 20 lik TCA ilave edilmiştir. Örnekler 1 saat süreyle 100 °C' de su banyosunda bekletildikten sonra, oda sıcaklığına gelmesi için buz banyosu içinde tutulmuştur. Daha sonra, spektrofotometre (Unicam Helios model UV-VIS) ile 532 ve 600 nm dalga boyunda absorbans değerleri alınmıştır. Çakmak ve Horst (1991) yönteminde belirtilen

formül ile hesaplanan lipid peroksidasyonu, malondialdehit eşdeğeri olarak ifade edilmiştir.

2.2.9.Hidrojen Peroksit (H₂O₂) Miktarının Belirlenmesi

Sergieff et al. (1997) yöntemine göre, yaprak örnekleri (0.5 g) porselen havanda sıvı azot içinde iyice ezilmiş ve %1 lik TCA ilave edilerek homojenize edilmiştir. Daha sonra mikropipet yardımıyla ependorf tüplerine alınan homojenatlar 10.000 g 20 dk süreyle santrifüjlenmiştir. Ekstraksiyon ve ölçüm işlemleri üç tekrarlı ve iki paralelli olarak yürütülmüştür. 0.5 ml süpernatant alınarak üzerine KH₂PO₄ ve KI ilave edilmiş ve örnekler kısa süre vortekslendikten sonra, spektrofotometre (Unicam Helios model UV-VIS) ile 355 nm'deki absorbans değerleri alınmıştır. Elde edilen absorbans değerleri, H₂O₂ standart grafiği yardımıyla µg H₂O₂ konsantrasyonu ve 1 g yaprakta bulunan H₂O₂ miktarı belirlenmiştir.

2.2.10. İstatistik analizler

Asma çeşitlerinde dört ve üç tekrarlı yapılan analizlerden, elde edilen tüm verilerin varyans analizleri “Statistical Package for Social Sciences (SPSS for Windows 9.0)” kullanılarak, ortalamalar arasındaki farklılık Multiple Range Testlerinden LSD ile $p<0.05$ önemlilik derecesine göre yapılmıştır. Standart hata ve standart sapma değerleri de aynı programda hesaplanmıştır.

3. BULGULAR

Asma (*Vitis vinifera* L.) fidanları kontrol ve uygulama olmak üzere iki gruba ayrılmıştır. 10 günlük deneme süresi boyunca kontrol bitki grupları iki günde bir tarla kapasitesinde sulanırken, uygulama grupları sulanmayarak kuraklık stresine maruz bırakılmıştır. Bu sürenin sonunda, denemeye son verilmiş ve fotosentetik verim (PSII aktivitesi), kuru ve yaş ağırlık, bağıl su içeriği (RWC), kondüktivite, paraquat, fotosentetik pigment (klorofil a, klorofil b, klorofil a/b oranı, toplam klorofil ve karotenoit) içerikleri, prolin ve çözünür protein miktarı, lipid peroksidasyonu (MDA miktarı) ve hidrojen peroksit (H_2O_2) analiz ölçümleri alınarak, uyguladığımız kuraklık stresinin farklı asma çeşitleri üzerindeki etkilerine ilişkin sonuçlar istatistiksel olarak değerlendirilmiştir.

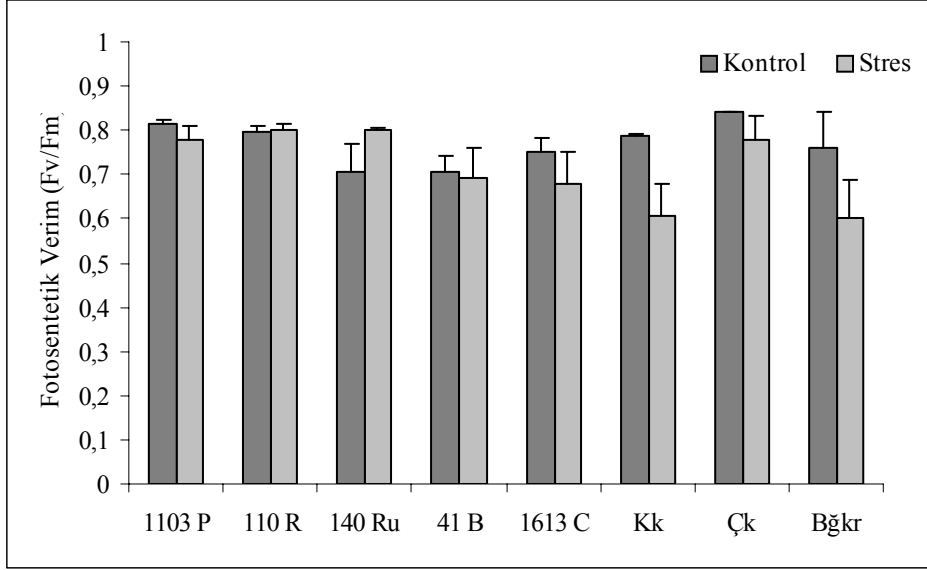
3.1. Kuraklık Stresinin Fotosentetik Verim Üzerine Etkisi

Ele aldığımız asma çeşitlerinin kontrol ve deney grubu bitkilerinde fotosentetik verim ölçümleri Plant Efficiency Analyser (Hansatech) cihazı ile dört tekrarlı olarak yapılmıştır. Kuraklık stresinin asma çeşitleri üzerinde fotosentetik verime etkisini belirlemek amacıyla yapılan bu analizde, değişken floresansın maksimum floresansa oranı olan F_v/F_m değerleri Çizelge 3.1 ve Şekil 3.1’de verilmiştir. Elde edilen sonuçlar irdelendiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde fotosentetik verimin kontrole göre değişiminin, uygulamaya göre farklılık gösterdiği belirlenmiş, fakat çeşit ve çeşit-uygulama interaksiyonunda önemli farklılık ($p<0.05$) bulunmamıştır.

Çizelge 3.1. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde fotosentetik verim (Fv/Fm), bağıl su içeriği, paraquat testi ve kondüktivite (EC) değerleri üzerine etkisi. $\pm$, standart hata.

Gruplar	Uygulama	Fv/ Fm	EC	Paraquat
1103 P	Kontrol	0.81 ± 0.009	12.73 ± 0.64	6.21 ± 1.18
	Stres	0.78 ± 0.035	11.63 ± 0.47	4.55 ± 0.35
110 R	Kontrol	0.80 ± 0.013	14.52 ± 1.82	7.49 ± 0.97
	Stres	0.80 ± 0.012	12.22 ± 2.07	$2.88 \pm 0.97 *$
140 Ru	Kontrol	0.71 ± 0.061	12.18 ± 0.43	6.35 ± 1.19
	Stres	0.80 ± 0.004	13.04 ± 1.37	$2.71 \pm 0.42 *$
41 B	Kontrol	0.71 ± 0.033	16.41 ± 0.54	11.01 ± 1.56
	Stres	0.70 ± 0.070	26.43 ± 2.61	$2.91 \pm 0.59 *$
1613 C	Kontrol	0.75 ± 0.033	12.82 ± 0.82	7.18 ± 1.36
	Stres	0.68 ± 0.073	15.65 ± 0.24	$1.40 \pm 0.23 *$
Kalecik karası	Kontrol	0.79 ± 0.006	14.13 ± 0.86	8.67 ± 1.45
	Stres	$0.61 \pm 0.070 *$	14.17 ± 2.44	$5.28 \pm 1.12 *$
Çal karası	Kontrol	0.84 ± 0.002	14.74 ± 0.73	10.46 ± 0.34
	Stres	0.78 ± 0.056	15.72 ± 1.28	$4.02 \pm 0.25 *$
Boğazkere	Kontrol	0.76 ± 0.082	13.95 ± 1.81	12.29 ± 0.56
	Stres	0.60 ± 0.084	14.96 ± 0.63	$5.32 \pm 0.49 *$

* İstatistik olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli farklılık.



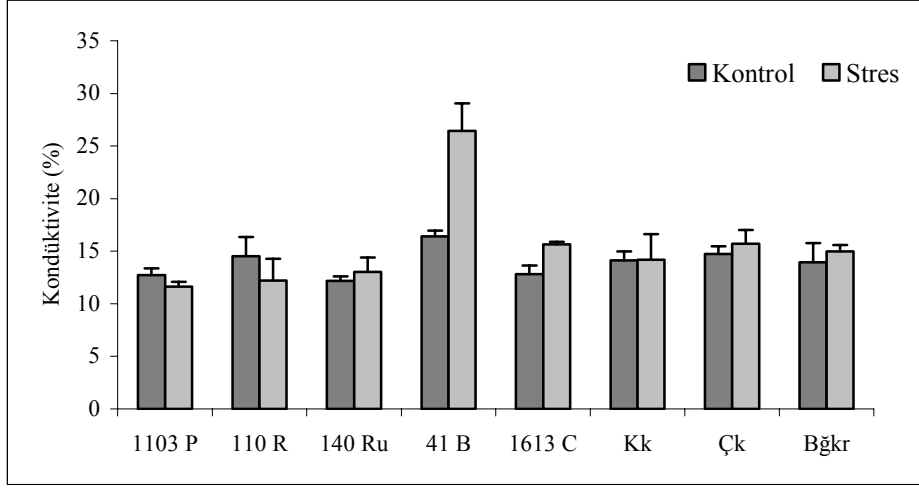
Şekil 3.1. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) bazı asma çeşitlerinde fotosentetik verim (Fv/Fm) üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar, standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Çizelge 3.1 ve Şekil 3.1’den görüldüğü gibi, açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir kuraklık stresi uygulamasında Fv/Fm değerinin değişimi, şaraplık asma çeşitleri ve Amerikan asma anaçları arasında en fazla Kalecik karası çeşitinde belirgindir. Bu çeşitte fotosentetik verim, kontrole göre % 22.69 oranında azalmış ve bu değer istatistik anlamda ($p < 0.05$) önemli bulunmuştur. Bunu, % 20.91 oranında fotosentez verimi azalışı ile Boğazkere çeşiti izlemektedir. Deney materyali olarak kullanılan diğer asma çeşitlerinde, uygulanan kuraklık stresinin, kontrollerine göre, fotosentetik verimi, genelde % 13 ile % 0.05 arasında olumsuz etkilediği görülmekle birlikte, Kalecik karası dışındaki tüm çeşitlerden elde edilen sonuçların istatistik anlamda önemli ($p < 0.05$) olmadığı saptanmıştır.

3.2. Kuraklık Stresinin Kondüktivite (elektriksel iletkenlik) Üzerine Etkisi

Asma çeşitlerinin kontrol ve deneme grubu bitkilerinde, bir stres kriteri olarak kondüktivite (elektriksel iletkenlik, EC) ölçümleri, WTW Inolab Kondüktivimetre 720 cihazı ile üç tekrarlı olarak yapılmıştır. Kuraklık stresine maruz bırakılan asma bitkilerinde hücre içerisindeki çözünmüş madde miktarı değişimini belirlemek amacıyla yapılan bu analizde, inkübasyon ve kaynatma işlemleri sonrasında saf suya geçen nispi iyon miktarları alınmış, daha sonra verilen denklemde yerine konarak, stres sonucunda çözeltideki çözünmüş iyon miktarı (%) bulunmuştur. Örneklerde membran hasarının iletkenlik değerleri (EC) Çizelge 3.1 ve Şekil 3.2’de verilmiştir. Bu analiz sonuçları istatistiksel olarak incelendiğinde, çeşitlere göre farklılık görülmesine rağmen, uygulama ve çeşit-uygulama interaksiyonunda önemli farklılık bulunmamıştır.

Çizelge 3.1 ve Şekil 3.2’den görüldüğü gibi, ele aldığımız asma çeşitleri arasındaki kondüktivite değerleri karşılaştırıldığında, en fazla değişimin % 61 oranındaki bir artışla 41 B çeşidinde olduğu görülmektedir.



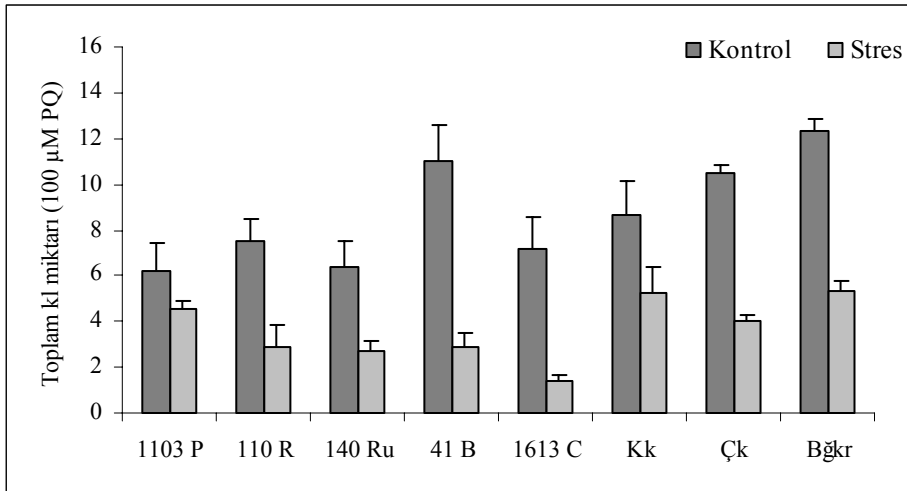
Şekil 3.2. Kuraklık stresi uygulanmış (10 gün) asma çeşitlerinde, membran hasarı kondüktivite değerleri (EC) grafiği. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Kuraklık stresinin etkili olduğu diğer çeşitlerde kondüktivite değeri kontrole göre, sırasıyla 1613 C çeşitinde %22, 140 Ru ve Boğazkere’de %7’lik, Çal karası’nda %6’lık bir artışa neden olmuştur. Kalecik karası çeşitinde önemli bir değişiklik olmazken, 110 R’de %16’lık, 1103 P’de ise %9’luk bir azalma meydana gelmiştir. Elde edilen sonuçlar değerlendirildiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde kondüktivite değerlerinin, kontrol bitkilerine göre, istatistiksel açıdan önemli farklılıklar ($p < 0.05$) göstermediği belirlenmiştir.

3.3. Asma Çeşitlerinde Paraquat (PQ) Stresinin Etkisi

Deneme süresi boyunca düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanan Asma (*Vitis vinifera* L.) kontrol grubu bitkilerde paraquatın uyardığı oksidatif strese karşı toleransı belirlemek üzere yapılan testte, hasat

sonrası alınan yaprak disklerine 100 ve 500 μM konsantrasyonlarda paraquat (herbisit) uygulanmıştır. Daha sonra yapılan veri değerlendirmesinde, asma bitkisi için optimum paraquat konsantrasyonunun 100 μM olduğu belirlenmiştir. Toplam klorofil miktarındaki kayıp esas alınarak değerlendirilen Paraquat toleransına ilişkin bulgularımız Çizelge 3.1 ve Şekil 3.3’de verilmiştir. Elde edilen sonuçlar incelendiğinde, kontrollerine göre, paraquat stresindeki klorofil içeriklerinin, asma çeşitine ve uygulamaya göre değiştiği ve bulunan değerlerin istatistiksel açıdan ($p<0.05$) önemli farklılıklar gösterdiği bulunmuştur.



Şekil 3.3. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşullarında 10 gün) asma çeşitlerinde paraquat toleransı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Sonuçlardan da görüleceği gibi, tüm çeşitler paraquat uygulamasından önemli derecede etkilenmiştir. Veriler doğrultusunda, paraquat uygulamasında toplam klorofil miktarındaki değişimin, diğer

türlere göre daha az oranda olduğu çeşit 1103 P bulunmuştur. Bu durumda, çalışmada kullanılan çeşitler arasında paraquat toleransının en yüksek olduğu çeşit %27'lik azalma oranıyla 1103 P asma çeşitidir. Kontrole göre klorofil kaybının en fazla olduğu çeşit ise %81'lik azalma oranıyla 1613 C çeşitidir. Bu çeşiti sırasıyla, %74'lük azalma oranıyla 41 B, %62'lik azalma oranlarıyla 110 R ve Çalkarası, %58'lik azalma oranıyla 140 Ru, %57'lik ve %40'lık azalma oranlarıyla da Boğazkere ve Kalecik karası izlemektedir. Sonuçları istatistik açıdan yorumlamak için yapılan LSD testinde ise, 1103 P dışındaki tüm çeşitlerde, istatistik açıdan önemli ($p<0.05$) paraquat stresi oluştuğu saptanmıştır.

3.4. Kuraklık Stresinin Yaprak Yaş ve Kuru Ağırlık Üzerine Etkileri

Materyalimiz olan asma (*Vitis vinifera* L.) çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin, yaş ve kuru ağırlık üzerine etkisini incelemek için, taze yapraklardan alınan diskler tartılarak her çeşitin ayrı ayrı yaş ağırlıkları kaydedilmiştir. Kuru Ağırlık ölçümünde ise, bağıl su içeriğini belirlemek için turgorlu ağırlıkları alınmış olan yaprak diskleri alüminyum folyaya sarılarak 65-70°C'ta ayarlı etüvde 48 saat tutulmuş ve kuru ağırlıkları kaydedilmiştir. Bulunan ortalama yaş ve kuru ağırlık değerleri Çizelge 3.2'de verilmiştir. Kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, yaprak yaş ağırlığının kontrole göre değişiminin, asma çeşidine ve uygulamaya göre, kuru ağırlığın ise sadece asma çeşidine göre istatistik açıdan önemli ($p<0.05$) farklılık gösterdiği belirlenmiştir.

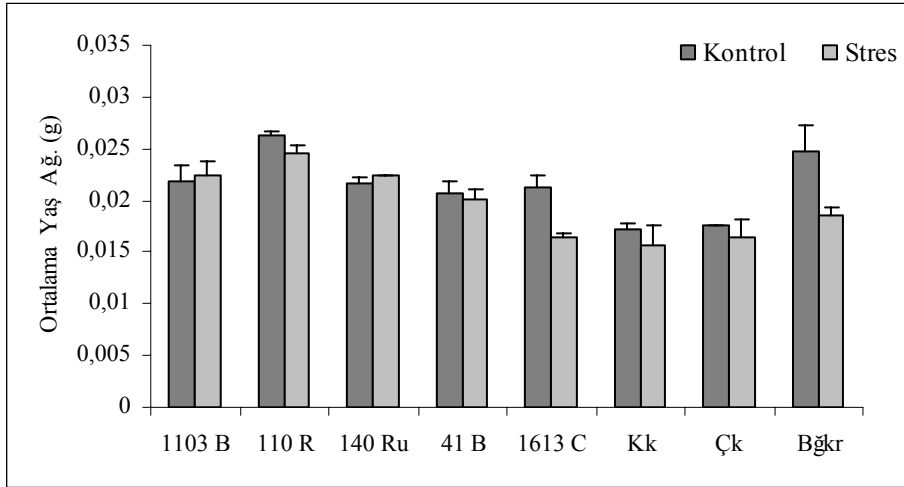
Çizelge 3.2. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde yaprak yaş ve kuru ağırlığı ile bağıl su içeriği (RWC) değerleri üzerine etkisi. $\pm$, standart hata.

Gruplar	Uygulama	Ort. Yaş Ağ.(g)	Ort. Kuru Ağ.(g)	RWC (%)
1103 P	Kontrol	0.022 ± 0.0016	0.0058 ± 0.0001	83.43 ± 6.29
	Stres	0.023 ± 0.0014	0.0051 ± 0.0005	78.03 ± 7.16
110 R	Kontrol	0.026 ± 0.0003	0.0062 ± 0.00002	93.53 ± 2.91
	Stres	0.025 ± 0.00006	0.0054 ± 0.0003	89.90 ± 5.75
140 Ru	Kontrol	0.022 ± 0.0006	0.0049 ± 0.0001	87.76 ± 3.18
	Stres	0.022 ± 0.00006	0.0051 ± 0.0001	82.54 ± 4.61
41 B	Kontrol	0.021 ± 0.0011	0.0049 ± 0.0006	88.83 ± 2.01
	Stres	0.020 ± 0.0009	0.0052 ± 0.0006	$67.97 \pm 5.24^*$
1613 C	Kontrol	0.021 ± 0.0011	0.0041 ± 0.0005	81.10 ± 3.95
	Stres	$0.017 \pm 0.0004^*$	0.0038 ± 0.0002	$65.10 \pm 4.95^*$
Kalecik karası	Kontrol	0.017 ± 0.0005	0.0044 ± 0.0001	86.37 ± 3.35
	Stres	0.016 ± 0.0021	0.0040 ± 0.0004	76.96 ± 6.21
Çal karası	Kontrol	0.018 ± 0.00006	0.0040 ± 0.0003	86.25 ± 1.03
	Stres	0.016 ± 0.0017	0.0044 ± 0.0004	$52.11 \pm 8.32^*$
Boğazkere	Kontrol	0.025 ± 0.0025	0.0058 ± 0.0005	79.73 ± 12.72
	Stres	$0.019 \pm 0.0008^*$	$0.0042 \pm 0.0005^*$	77.56 ± 3.27

* İstatistiksel olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli farklılık.

Uygulanan kuraklık stresinin asma çeşitlerinin yaprak yaş ağırlığı üzerindeki etkisine ilişkin bulguların verildiği Çizelge 3.2 ve Şekil

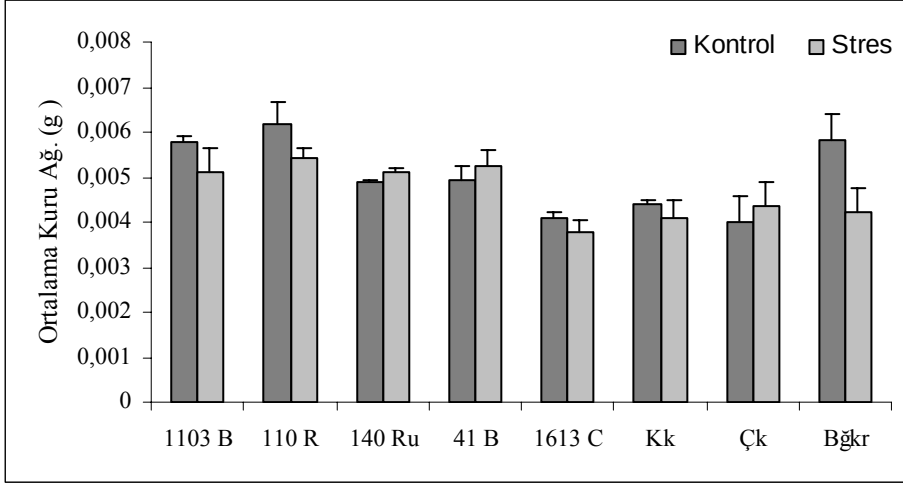
3.4'deki değerler irdelendiğinde, en fazla yaş ağırlık değişiminin %26 ve %23'lük azalma oranlarıyla, sırasıyla Boğazkere ve 1613 C çeşitlerinde olduğu bulunmuştur. Her iki çeşitte değerlerin istatistik açıdan kontrole göre önemli fark ($p<0.05$) oluşturduğu görülmektedir. Diğer asma çeşitlerinde, ortalama yaş ağırlığının kontrole göre değişim miktarı %10 ve %3 arasında olmakla beraber, istatistiksel anlamda önemli bulunmamıştır.



Şekil 3.4. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşullarında 10 gün) asma çeşitlerinde yaprak yaş ağırlığı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Yapılan kuraklık uygulamasının asma çeşitlerinde yaprak kuru ağırlığı üzerine etkilerini gösterir bulgular, Çizelge 3.2 ve Şekil 3.5'de verilmiştir. Bu veriler incelendiğinde, kuraklık stresi uygulaması ile Boğazkere çeşitinde yaprak kuru ağırlığının, kontrole göre %28 oranında ve istatistik önemde ($p<0.05$) azaldığı bulunmuştur. Diğer çeşitlerde

görülen %13 ile %4 oranları arasında olan kuru ağırlık azalmalarının istatistiksel önemde olmadığı ($p < 0.05$) saptanmıştır.



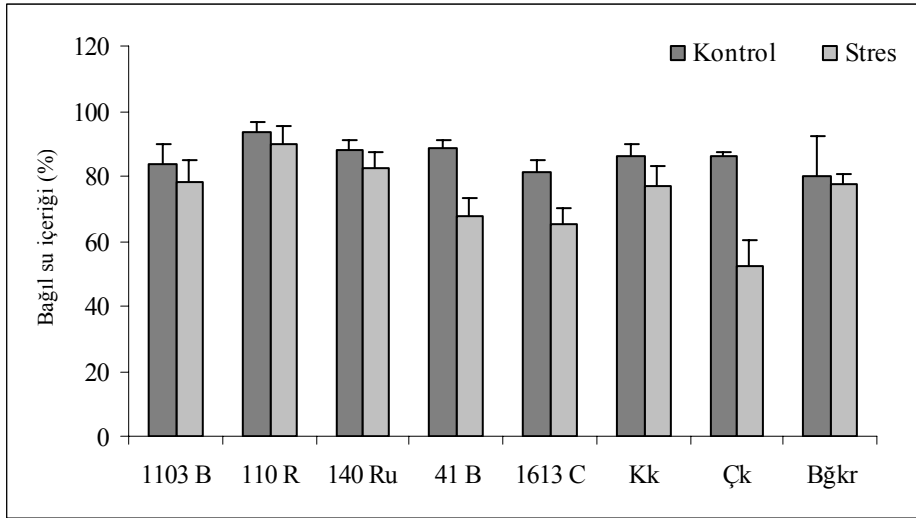
Şekil 3.5. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde yaprak kuru ağırlığı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

3.5. Kuraklık Stresinin Bağlı Su İçeriği (RWC) Üzerine Etkileri

Ele aldığımız asma çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin, bitki yapraklarının bağlı su içeriği üzerindeki etkilerini belirlemek amacı ile uygun yöntemle hazırlanan materyalde taze ağırlık, turgorlu ağırlık ve kuru ağırlık ölçümleri üç tekrarlı olarak yapılmıştır. Tartım işlemleri sonunda bulunan değerler, verilen formülde yerine konarak, materyalin bağlı su içeriği hesaplanmıştır. Çizelge 3.2 ile Şekil 3.6'da verilen sonuçlar incelendiğinde, çeşitler arasındaki bağlı su içeriği değerlerinin uygulama ve çeşitlere göre önemli farklılık göstermesine karşılık, çeşit-

uygulama interaksiyonunda istatistik önemde olmadığı ($p<0.05$) görülmüştür.

Bu kapsamda, uygulanan kuraklık stresinin, kontrole göre, Çal karası çeşitinde, bağıl su içeriğinin % 40 gibi yüksek oranda düşmesine yol açtığı görülmüştür. Bunun yanı sıra, 41 B ve 1613 C çeşitlerinde de, bağıl su içeriğinin sırasıyla %24 ile %20 oranında azaldığı; bu üç çeşitte, uygulanan kuraklık stresinin, kontrole göre, bağıl su içeriğinin istatistik önemde ($p<0.05$) azalmasına neden olduğu bulunmuştur. Diğer yandan, Kalecik karasında %11, 1103 P'de %7, 140 Ru'da %6, 110 R'de %4 ve Boğazkere çeşitinde görülen %3 oranındaki kuraklılığın neden olduğu bağıl su içeriği düşüşleri ise, istatistik önemde ($p<0.05$) taşımamaktadır.



Şekil 3.6. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde bağıl su içeriği üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

3.6. Kuraklık Stresinin Fotosentetik Pigment İeriĐi Üzerine Etkisi

Aık hava kořullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir kuraklık süresine maruz bırakılan stres grubu bitkiler ile bu deneme süresi boyunca düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanan kontrol grubu bitkilerden alınan yaprak örneklerinin fotosentetik pigment miktarları Witham ve ark. (1971)'nın yöntemine göre ölçölmüřtür. Kuraklık stresinin fotosentetik pigment miktarları üzerindeki etkisini belirlemek amacıyla yapılan analizlerde, klorofil a, klorofil b ve toplam karotenoit miktarları bulunmuş ve klorofil a/b oranı ile toplam klorofil miktarları hesaplanmıştır. Elde edilen bulgular Çizelge 3.6.1'de verilmiştir. Kontrol bitkilerle kıyaslandığında, asma çeşidine baĐlı olarak, kuraklık stresi uygulamasının fotosentetik pigment içeriklerinde çok deĐişken etkinlikler gösterdiği belirlenmiştir.

Çizelge 3.3. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a, klorofil b, klorofil a/ b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarları üzerine etkisi. $\pm$. standart hata.

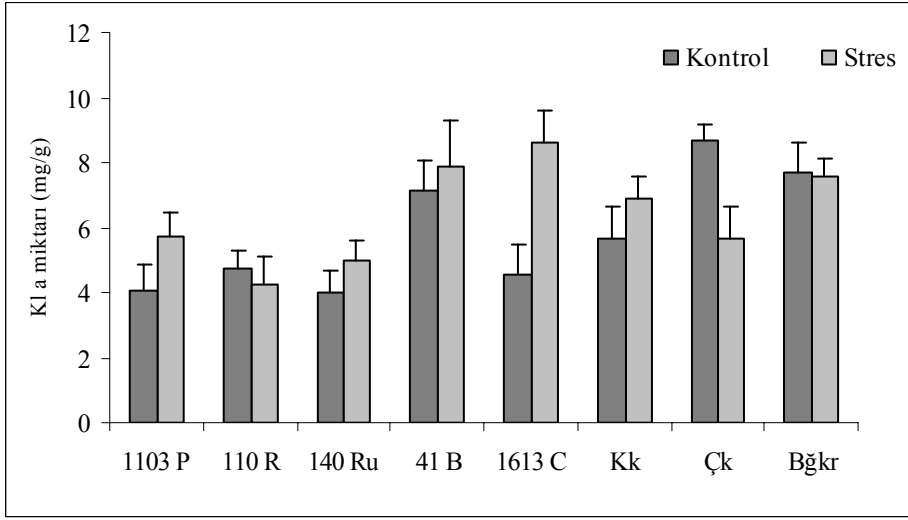
Gruplar	Uygulama	Klorofil a (mg/g)	Klorofil b (mg/g)	Klorofil a/b	Toplam Klorofil (mg/g)	Karotenoid (mg/g)
1103 P	Kontrol	4.09 $\pm$ 0.75	2.12 $\pm$ 0.43	1.96 $\pm$ 0.06	6.21 $\pm$ 1.18	1.63 $\pm$ 0.32
	Stres	5.72 $\pm$ 0.73	3.62 $\pm$ 0.54 *	1.61 $\pm$ 0.07	9.34 $\pm$ 1.27	1.27 $\pm$ 0.40
110 R	Kontrol	4.71 $\pm$ 0.58	2.78 $\pm$ 0.38	1.71 $\pm$ 0.03	7.49 $\pm$ 0.97	0.89 $\pm$ 0.06
	Stres	4.25 $\pm$ 0.86	3.17 $\pm$ 0.57	1.33 $\pm$ 0.12	7.42 $\pm$ 1.39	1.08 $\pm$ 0.19
140 Ru	Kontrol	4.03 $\pm$ 0.66	2.32 $\pm$ 0.53	1.80 $\pm$ 0.10	6.35 $\pm$ 1.19	1.49 $\pm$ 0.34
	Stres	4.98 $\pm$ 0.64	3.35 $\pm$ 0.45	1.50 $\pm$ 0.06	8.32 $\pm$ 1.08	1.39 $\pm$ 0.24
41 B	Kontrol	7.12 $\pm$ 0.95	3.90 $\pm$ 0.60	1.85 $\pm$ 0.05	11.01 $\pm$ 1.56	0.61 $\pm$ 0.26
	Stres	7.85 $\pm$ 1.45	3.41 $\pm$ 0.76	2.35 $\pm$ 0.12	11.25 $\pm$ 2.20	2.44 $\pm$ 0.27 *
1613 C	Kontrol	4.57 $\pm$ 0.89	2.61 $\pm$ 0.47	1.75 $\pm$ 0.05	7.18 $\pm$ 1.36	1.56 $\pm$ 0.47
	Stres	8.59 $\pm$ 0.98 *	4.23 $\pm$ 0.48 *	2.04 $\pm$ 0.05	12.82 $\pm$ 1.46 *	1.27 $\pm$ 0.23
Kalecik karası	Kontrol	5.67 $\pm$ 0.98	3.00 $\pm$ 0.48	1.88 $\pm$ 0.03	8.67 $\pm$ 1.45	1.70 $\pm$ 0.52
	Stres	6.87 $\pm$ 0.67	3.37 $\pm$ 0.48	2.08 $\pm$ 0.12	10.23 $\pm$ 1.14	2.36 $\pm$ 0.54
Çal karası	Kontrol	8.68 $\pm$ 0.47	1.77 $\pm$ 0.32	5.41 $\pm$ 0.06	10.46 $\pm$ 0.34	1.76 $\pm$ 0.49
	Stres	5.65 $\pm$ 0.97 *	3.02 $\pm$ 0.47	1.86 $\pm$ 0.04 *	8.67 $\pm$ 1.44	1.11 $\pm$ 0.28
Boğazkere	Kontrol	7.70 $\pm$ 0.88	4.59 $\pm$ 0.55	1.82 $\pm$ 0.42	12.29 $\pm$ 0.56	1.68 $\pm$ 0.21
	Stres	7.57 $\pm$ 0.53	4.06 $\pm$ 0.17	1.86 $\pm$ 0.05	11.63 $\pm$ 0.71	1.22 $\pm$ 0.11

* İstatistik olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli farklılık.

3.6.1. Kuraklık Stresinin Klorofil a Miktarı Üzerine Etkisi

Materyalimiz olan asma çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin klorofil a (kl a) içeriği üzerine etkilerini belirlemeyi amaçlayan deneylerde elde edilen sonuçlar Çizelge 3.3 ve Şekil 3.7’de verilmiştir. Yapılan istatistiksel analizlerde, elde edilen sonuçlara göre, kuraklık

stresi uygulanan bitkilerde, klorofil a miktarının kontrole göre değişiminin asma çeşitlerine ve çeşit-uygulama etkileşimine göre önemli fark gösterdiği, fakat uygulamaya göre önemli fark oluşturmadığı bulunmuştur.



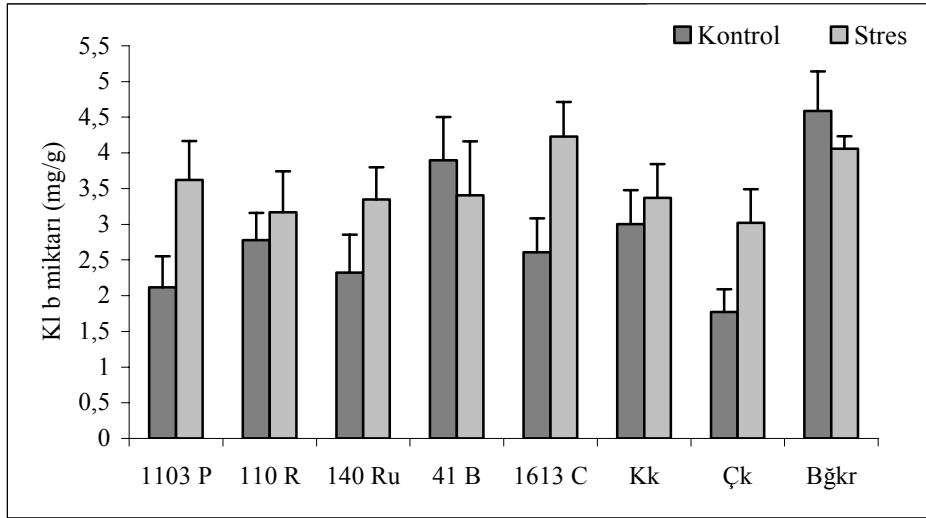
Şekil 3.7. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları -10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Veriler incelendiğinde, klorofil a miktarında, kuraklık stresi uygulaması ile kontrole göre 1613 C çeşitinde görülen %87 oranındaki artış istatistik önemde ($p < 0.05$) bulunmuştur. İstatistiksel anlamda önemli fark bulunmamasına karşın, kontrole göre artışın görüldüğü diğer çeşitler sırasıyla 1103 P (%39), 140 Ru (%23), Kalecik karası (%21) ve 41 B (%10)'dir. Bunun dışında, Çal karası çeşitinde %35'lik, 110 R çeşitinde % 10'luk, Boğazkere çeşitinde de % 2'lik azalma oranları

görülmüş, fakat bunlardan sadece Çal karası çeşitindeki azalma miktarı istatistik önemde ($p<0.05$) bulunmuştur.

3.6.2. Kuraklık Stresinin Klorofil b Miktarı Üzerine Etkisi

Witham ve ark. (1971) yöntemine göre yapılan analizlerden elde edilen absorpsiyon değerlerinin yöntem bölümünde verilen denklemlerde yerine konmasıyla hesaplanan klorofil b miktarı değerleri Çizelge 3.3 ve Şekil 3.8’de verilmiştir. Kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, klorofil b miktarının kontrole göre değişimi, asma çeşitlerine ve uygulamaya göre istatistik anlamda önemli fark ($p<0.05$) göstermiş, fakat çeşit-uygulama etkileşiminde farklılık gözlenmemiştir.



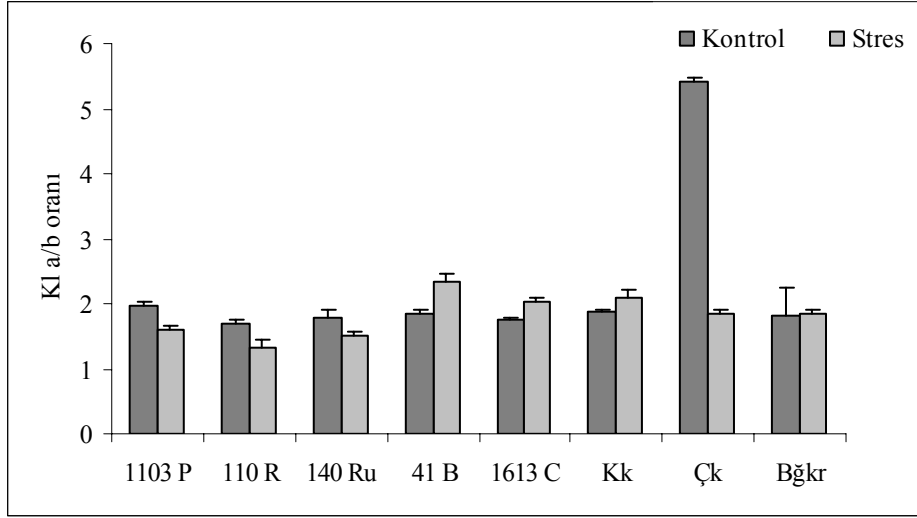
Şekil 3.8. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde klorofil b miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Elde edilen sonuçlar incelendiğinde, kuraklık stresinin kontrole göre, klorofil b miktarında artışa neden olduğu çeşitler sırasıyla, 1103 P, Çalkarası, 1613 C, 140 Ru, 110 R ve Kalecik karası'dır. Uygulanan kuraklık stresinin kontrole göre, klorofil b miktarında azalışa neden olduğu çeşitler ise 41 B ve Boğazkere'dir. Tüm çeşitlerden elde edilen verilerin varyans analizleri yapıldığında, istatistik anlamda ($p<0.05$) önemlilik derecesine sahip çeşitler 1103 P ve 1613 C bulunmuştur.

3.6.3. Kuraklık Stresinin Klorofil a/b Oranı Üzerine Etkisi

Materyalimiz olan asma (*Vitis vinifera* L.) çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin klorofil a/b (kl a/b) oranı üzerine etkilerini belirlemeyi amaçlayan analizlerde elde edilen sonuçlar Çizelge 3.6.1 ve Şekil 3.6.3'de verilmiştir. Bulgularımız incelendiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, klorofil a/b oranının kontrole göre değişiminin asma çeşidine, uygulamaya ve çeşit-uygulama interaksiyonuna göre önemli fark ($p<0.05$) gösterdiği bulunmuştur.

Fotosentezin etkinliği açısından önemli olan klorofil a ve klorofil b miktarlarının birbirlerine göre oranları incelendiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde klorofil pigment içeriğinin kontrole göre, sadece Çalkarası çeşitinde dikkate değer bir oranda azaldığı gözlenmektedir. Bu çeşitte %66 oranında bir azalma görülmüş ve bu oran istatistik anlamda ($p<0.05$) önemli bulunmuştur. Bunun dışında, diğer çeşitlerde meydana gelen %27 ile %2 arasındaki artış ve azalmalar istatistik anlamda önemli görülmemiştir.



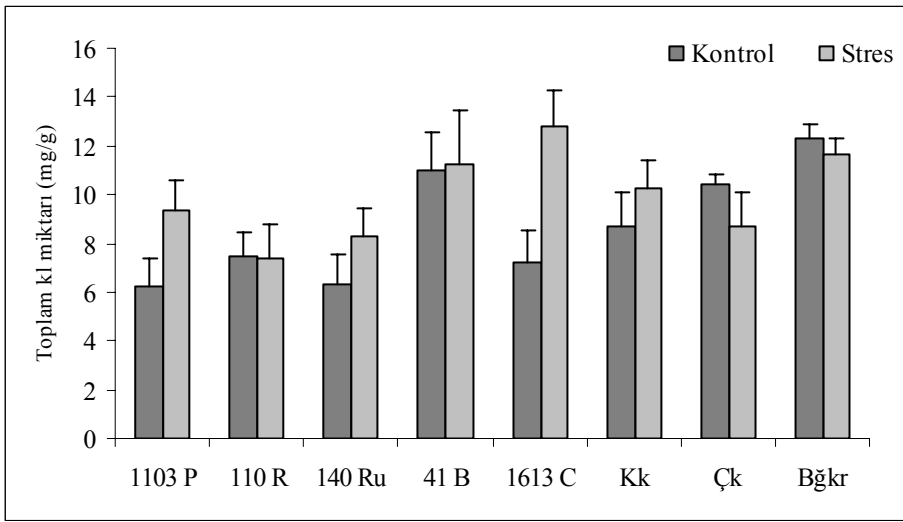
Şekil 3.9. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde klorofil a/b oranı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

3.6.4. Kuraklık Stresinin Toplam Klorofil Miktarı Üzerine Etkisi

Asma (*Vitis vinifera* L.) çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin toplam klorofil miktarı üzerine etkilerini belirlemek amacıyla, klorofil a ve klorofil b değerleri toplanmış ve elde edilen sonuçlar Çizelge 3.3 ve Şekil 3.10’da verilmiştir. Yapılan istatistiksel analizlerde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, toplam klorofil miktarının kontrole göre değişiminin, sadece asma çeşidine göre önemli farklılık gösterdiği ($p<0.05$) bulunmuştur.

Elde edilen sonuçlar irdelendiğinde, 1613 C çeşitinde toplam klorofil miktarı kontrole göre %78 oranındaki artışla, istatistik anlamda ($p<0.05$) önemli bulunmuştur. Bunun dışında, kuraklık stresi

uygulamasının kontrole göre toplam klorofil miktarında artışa yol açtığı çeşitler 1103 P (%50), 140 Ru (%31), Kalecik karası (%17) ve 41 B (%2)'dir. Çal karası (%18), Boğazkere (%6) ve 110 R (%1) çeşitlerinin toplam klorofil miktarında ise belirtilen oranlarda azalma gözlenmiş, fakat bu sonuçlar istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır.



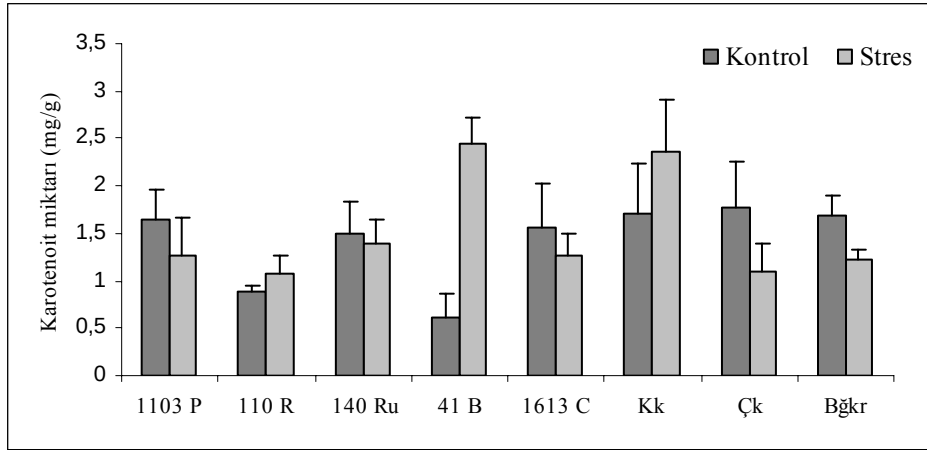
Şekil 3.10. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde toplam klorofil miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

3.6.5. Kuraklık Stresinin Karotenoit Miktarı Üzerine Etkisi

Witham ve ark. (1971) yöntemine göre yapılan analizlerden elde edilen absorpsiyon değerlerinin, yöntem bölümünde verilen formüle yerine konmasıyla hesaplanan karotenoit miktarına ilişkin sonuçlar, Çizelge 3.3 ve Şekil 3.11'de verilmiştir. Asma çeşitlerindeki karotenoit içeriklerinin, kontrole kıyaslandığında, kuraklık stresi uygulamasından

sadece çeşit-uygulama etkileşimi yönünden önemli farklılık ($p<0.05$) gösterdiği bulunmuştur.

Bulunan değerler incelendiğinde, karotenoit miktarındaki en göze çarpan artış, 41 B anacında gözlenmektedir. Bu çeşitte karotenoit miktarı, stres koşullarında 4 kat artmıştır. 41 B'nin karotenoit miktarında meydana gelen bu artış oranı, istatistik anlamda ($p<0.05$) önemli bulunmasına rağmen, deney materyali olarak kullanılan diğer çeşitlerde istatistiksel anlamda önemli bir farklılık gözlenmemiştir. Kuraklık stresinin kontrole göre, karotenoit miktarında artışa neden olduğu diğer çeşitler; Kalecik karası (% 38) ve 110 R (%21)'dir. Karotenoit miktarında azalma gözlenen çeşitler ise sırasıyla; Çal karası (% 38), Boğazkere (%28), 1103 P (%23), 1613 C (%19) ve 140 Ru (%7) olup, bu değerler istatistiksel anlamda önemli bulunmamıştır.



Şekil 3.11. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde karotenoit miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

3.7. Kuraklık Stresinin Prolin Miktarı Üzerine Etkisi

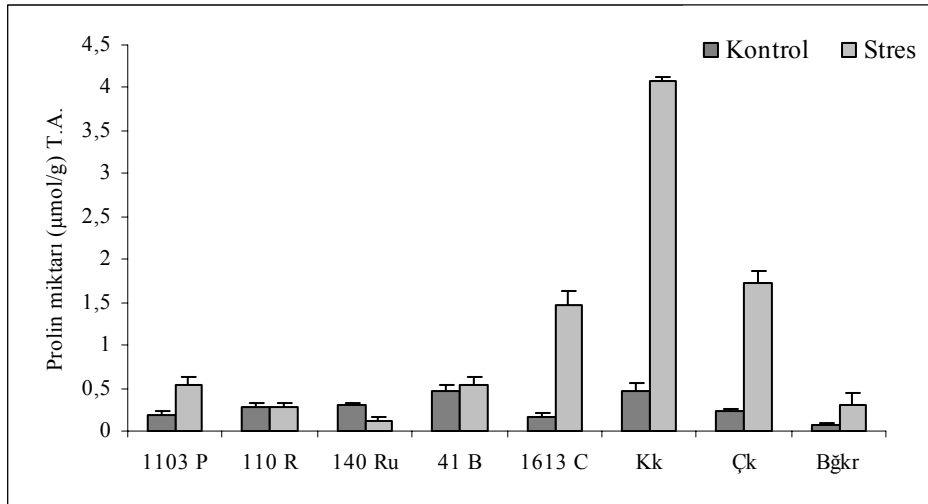
Açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir kuraklık süresine maruz bırakılan stres grubu bitkiler ile bu deneme süresi boyunca düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanan kontrol grubu bitkilerden alınan yaprak örneklerinin prolin miktarları Bates ve ark. (1971)'nin yöntemine göre, spektrofotometrik olarak asit ninhidrin metoduyla yapılmıştır. Kuraklık stresinin prolin miktarı üzerindeki etkisini belirlemek amacıyla yapılan deneylerden elde edilen veriler Çizelge 3.4 ve Şekil 3.12'de verilmiştir. Kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, prolin miktarının kontrole göre değişiminin asma çeşitine, uygulamaya ve çeşit-uygulama interaksiyonuna göre önemli fark ($p<0.05$) gösterdiği bulunmuştur.

Veriler incelendiğinde, kuraklık stresine maruz kalan asma çeşitlerinin çoğunda, prolin miktarının kontrole göre büyük oranda arttığı görülmüştür.

Çizelge 3.4. Kuraklık stresi uygulamasının (10 gün) asma çeşitlerinde prolin ve çözünür protein miktarları üzerine etkisi. $\pm$. standart hata.

Gruplar	Uygulama	Prolin miktarı ($\mu\text{mol/g}$)	Protein miktarı (mg/ml)
1103 P	Kontrol	0.18 ± 0.050	0.08 ± 0.0028
	Stres	0.53 ± 0.105	0.07 ± 0.0026
110 R	Kontrol	0.27 ± 0.054	0.11 ± 0.0022
	Stres	0.27 ± 0.051	$0.10 \pm 0.0052 *$
140 Ru	Kontrol	0.31 ± 0.016	0.06 ± 0.0002
	Stres	0.13 ± 0.036	0.06 ± 0.00004
41 B	Kontrol	0.46 ± 0.076	0.14 ± 0.0023
	Stres	0.53 ± 0.100	$0.12 \pm 0.0038 *$
1613 C	Kontrol	0.17 ± 0.037	0.07 ± 0.0018
	Stres	$1.48 \pm 0.163 *$	$0.03 \pm 0.00009 *$
Kalecik karası	Kontrol	0.48 ± 0.088	0.11 ± 0.0015
	Stres	$4.08 \pm 0.050 *$	0.11 ± 0.0069
Çal karası	Kontrol	0.23 ± 0.035	0.09 ± 0.004
	Stres	$1.72 \pm 0.150 *$	$0.07 \pm 0.0072 *$
Boğazkere	Kontrol	0.07 ± 0.025	0.06 ± 0.0026
	Stres	0.30 ± 0.14	$0.044 \pm 0.003 *$

*İstatistik olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli farklılık.

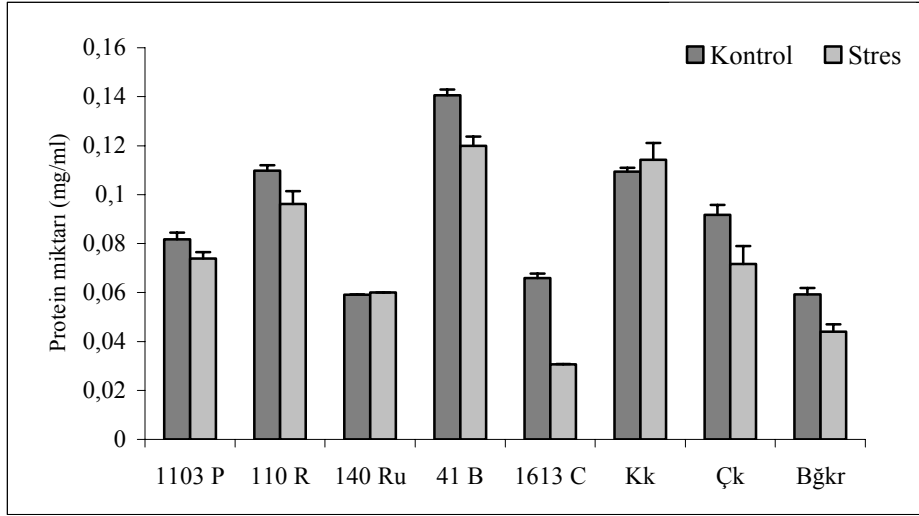


Şekil 3.12. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde prolin miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Kuraklık uygulaması sonunda prolin içeriğinde artış görülen çeşitler ve artış miktarları: Kalecik karası ve 1613 C'de 8.5 kat, Çal karası'nda 7.5 kat, Boğazkere'de 4.5 kat, 1103 P'de 2,5 kat ve 41 B'de %15 olarak bulunmuştur. Sonuçları istatistiksel açıdan yorumlamak için yapılan varyans analizlerinde ise, bu çeşitlerden yalnızca 1613 C, Kalecik karası ve Çalkarası istatistik açıdan önemli ($p<0.05$) artış göstermiştir. 140 Ru'da %59'luk ve 110 R'de %1'lik bir azalma görülmekle beraber, bu değerler istatistik açıdan önemli bulunmamıştır.

3.8. Kuraklık Stresinin Çözünür Protein Miktarı Üzerine Etkisi

Açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir kuraklık süresine maruz bırakılan stres grubu bitkiler ile bu deneme süresi boyunca düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanan kontrol grubu bitkilerden alınan yaprak örneklerinin protein miktarı Bradford (1976) yöntemine göre BSA (Bovin serum albumin) standartları kullanılarak spektrofotometrik olarak tayin edilmiştir. Kuraklık stresinin protein miktarı üzerindeki etkisini belirlemek amacıyla yapılan deneylerden elde edilen veriler Çizelge 3.4 ve Şekil 3.13'de verilmiştir.



Şekil 3.13. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde çözünür protein miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Elde ettiğimiz sonuçlar değerlendirildiğinde, kuraklık stresi uygulanan asma çeşitlerinde, çözünür protein içeriklerinin kontrole göre değişiminin, asma çeşidine, uygulamaya ve çeşit-uygulama interaksiyonuna göre önemli farklılık ($p<0.05$) gösterdiği belirlenmiştir.

Şekil 3.13’de görüldüğü gibi, hemen hemen tüm çeşitlerde, kontrole göre kuraklık stresinde çözünür protein içeriklerinde (mg/ml) belirgin azalma gözlenmiştir. 1613 C çeşitinde % 54, Boğazkere çeşitinde % 26, Çalkarası’nda % 22 ,41 B’de % 15 ve 110 R çeşitinde %13 oranında azalma gözlenmiş ve elde edilen değişim oranları yapılan istatistiksel analizlerde önemli ($p<0.05$) bulunmuştur. Çalışılan diğer asma çeşitlerinde (1103 P, 140 Ru, Kalecik karası), çözünür protein

miktarları %10 ile % 0,1 arasında artış ve azalış şeklinde bir değişim göstermekle beraber, bu sonuçlar istatistik açıdan önemli bulunmamıştır.

3.9. Kuraklık Stresinin Lipit Peroksidasyonu Üzerine Etkisi

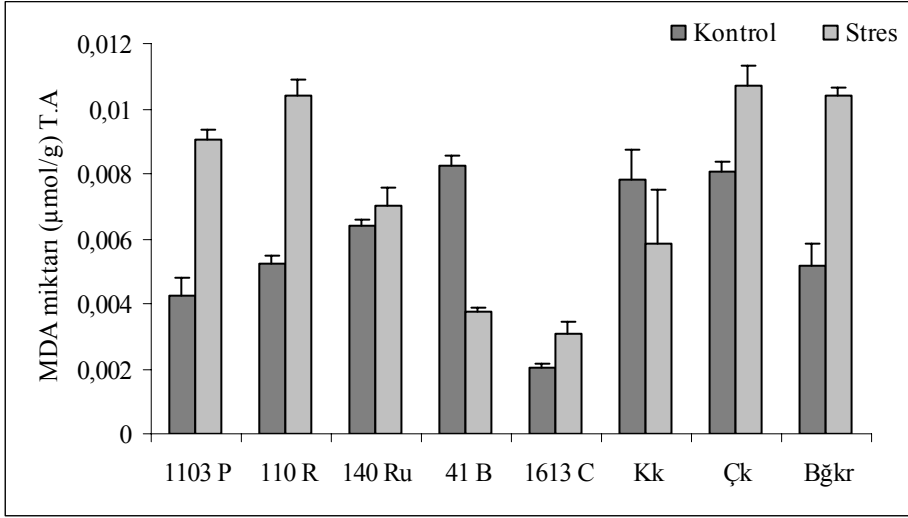
Çakmak ve Horst (1991) yöntemine göre spektrofotometrede 532 ve 600 nm dalga boylarındaki absorbans değerlerinin, yine aynı yöntemde belirtilen formülde yerine konmasıyla hesaplanan lipit peroksidasyonu oranları, malondialdehit (MDA) miktarında meydana gelen değişimlere göre belirlenmiştir. Elde ettiğimiz bulgular Çizelge 3.9.1 ve Şekil 3.9.1’de verilmiştir. Kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, malondialdehit (MDA) içeriklerinin kontrole göre değişiminin asma çeşitlerine, uygulamaya ve çeşit-uygulama interaksiyonuna göre istatistik açıdan önemli farklılık ($p<0.05$) gösterdiği belirlenmiştir.

Materyalimiz olan asma (*Vitis vinifera* L.) çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin, lipit peroksidasyonu üzerine etkisini belirlemeyi amaçlayan deneylerden elde ettiğimiz sonuçlar incelendiğinde, uygulanan kuraklık stresinin, kontrole göre, malondialdehit miktarında artışa neden olduğu çeşitler ve artış oranları sırasıyla; Boğazkere ve 1103 P’de 2 kat, 110 R’de %98, 1613 C’de %48, Çal karası’nda %32 ve 140 Ru’da ise %10 düzeylerinde saptanmıştır. Ayrıca bu çeşitlerdeki lipit peroksidasyonu artış oranlarının tümü de istatistik açıdan önemli ($p<0.05$) bulunmuştur.

Çizelge 3.5. Kuraklık stresi uygulamasının asma çeşitlerinde malondialdehit (MDA) ve hidrojen peroksit (H_2O_2) miktarları üzerine etkisi. $\pm$. standart hata.

Gruplar	Uygulama	MDA ($\mu\text{mol/g}$)	H_2O_2 ($\mu\text{g/g}$)
1103 P	Kontrol	0.0042 ± 0.0006	93.55 ± 2.42
	Stres	$0.0090 \pm 0.0003 *$	$127.35 \pm 10.99 *$
110 R	Kontrol	0.0053 ± 0.0003	144.57 ± 1.98
	Stres	$0.0104 \pm 0.0005 *$	143.84 ± 8.17
140 Ru	Kontrol	0.0064 ± 0.0002	144.79 ± 2.91
	Stres	0.0070 ± 0.0005	137.52 ± 7.01
41 B	Kontrol	0.0083 ± 0.0003	266.84 ± 13.38
	Stres	$0.0037 \pm 0.0001 *$	241.37 ± 34.63
1613 C	Kontrol	0.0021 ± 0.0001	160.17 ± 3.09
	Stres	$0.0031 \pm 0.0004 *$	$259.23 \pm 6.74 *$
Kalecik karası	Kontrol	0.0078 ± 0.0009	184.91 ± 1.87
	Stres	$0.0059 \pm 0.0017 *$	209.15 ± 13.28
Çal karası	Kontrol	0.0081 ± 0.0003	124.96 ± 2.47
	Stres	$0.0107 \pm 0.0006 *$	139.44 ± 5.11
Boğazkere	Kontrol	0.0052 ± 0.0006	147.09 ± 2.62
	Stres	$0.0104 \pm 0.0002 *$	$106.41 \pm 3.40 *$

* İstatistik olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli farklılık.



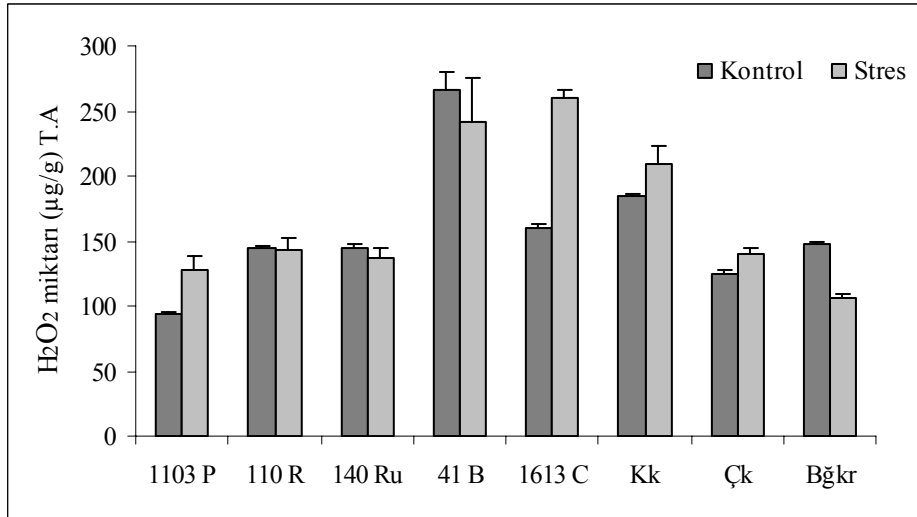
Şekil 3.14. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde MDA miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Bunun yanı sıra, diğer çeşitlerden farklı olarak, 41 B ve Kalecik karası çeşitlerinde, kontrole göre, malondialdehit miktarında sırasıyla % 55 ve % 26 oranlarında azalma gözlenmiş, fakat bu iki çeşitten yalnızca 41 B'deki lipid peroksidasyonu azalması istatistik önemde ($p < 0.05$) bulunmuştur.

3.10. Kuraklık Stresinin Hidrojen Peroksit (H_2O_2) Oluşumu Üzerine Etkisi

Açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir kuraklık süresine maruz bırakılan stres grubu bitkiler ile bu deneme süresi boyunca düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanan kontrol grubu bitkilerden alınan yaprak örneklerinde, Sergiev et al. (1997) yöntemine

göre, spektrofotometrik olarak 355 nm’de alınan absorbans değerlerinin H_2O_2 standart grafiğine uygulanması ile μg H_2O_2 konsantrasyonu hesaplanmış ve bulunan değerler yöntem bölümünde verilen formülde yerine konarak 1 g yaprak dokusunda oluşan μg hidrojen peroksit (H_2O_2) miktarı bulunmuştur.



Şekil 3.15. Kuraklık stresi uygulamasının (açık hava koşulları-10 gün) asma çeşitlerinde H_2O_2 miktarı üzerine etkisi. Kk: Kalecik karası, Çk: Çal karası, Bğkr: Boğazkere. Barlar standart hata değerlerini işaret etmektedir.

Kuraklık stresinin, hidrojen peroksit (H_2O_2) oluşumu üzerine etkisini araştırmak için yapılan deneylerden elde edilen bulgular Çizelge 3.5 ve Şekil 3.15’de verilmiştir. Elde edilen veriler değerlendirildiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, reaktif oksijen türlerinden biri olan hidrojen peroksit (H_2O_2) içeriklerinin kontrole göre değişiminin asma çeşitlerine, uygulamaya ve çeşit-uygulama interaksiyonuna göre önemli farklılık ($p<0.05$) gösterdiği belirlenmiştir.

Bulgularımıza göre, kuraklık stresinin, kontrole göre, hidrojen peroksit miktarında istatistiksel açıdan önemli ($p<0.05$) artışa neden olduğu çeşitler sırasıyla, 1613 C (%61) ve 1103 P (%36) çeşitleridir. Bunun dışında, Boğazkere çeşidinde kontrole göre hidrojen peroksit miktarında %28'lik bir azalış gözlenmiş ve bu sonuç da istatistik açıdan önemli ($p<0.05$) bulunmuştur. Diğer çeşitlerde, %13 ile %1 arasında görülen hidrojen peroksit miktarındaki artış ve azalma oranları ise, yapılan LSD testinde önemli bulunmamıştır.

4. TARTIřMA VE SONUÇ

Vitis genusu, dünya genelinde üretim ve ekonomik değere sahip meyve ürünleri arasında ilk sırada yer almaktadır (Vivier and Pretorius, 2002). 2005 yılı verilerine göre, üzüm üretimi, dünya çapında 7.3 milyon ha üzerinde 66 milyon tondur (FAOSTAT data, 2005). Vitaceae familyası içinde yaklaşık 60 türden, şarap üretimi için çoğunlukla *Vitis vinifera* L. (asma) kültürleri kullanılır. Asma, şarap üretimi dışında ayrıca sofralık ve kurutmalık üzüm olarak değerlendirilmesinin yanı sıra, konsantre ve besin katkı maddesi olarak, ayrıca ilaç üretiminde de yer alan, yüksek ekonomik değere sahip olan bir bitkidir (Cramer et al., 2007).

Üzüm bağlarının büyük bir bölümü, yüksek sıcaklıkla beraber toprak ve atmosferik suda azalmalara yol açan, ürün kalite ve veriminde de büyük ölçüde sınırlamalara neden olan mevsimsel kuraklığın görüldüğü (örneğin, Akdeniz iklim tipi) bölgelere yerleşmiştir (Chaves et al., 2007). Su stresinin, Akdeniz bölgesinde bitki büyüme ve üretimini kısıtlayan en önemli faktör olduğu düşünülür (Patakas and Noitsakis, 2001; Patakas et al., 2002). Bu bölgede yetişen asma bitkileri, toprak içindeki düşük su kapasitesi ve yüksek evapotranspirasyon yoğunluğundan dolayı sık sık su stresi koşullarına maruz kalmaktadırlar (Patakas et al., 2005).

Güçlü bir bağıcılık potansiyeline sahip olan ülkemizde, gerek bağ alanları, gerekse üzüm üretimi açısından ilk sırayı büyük bir farkla Ege Bölgesi almaktadır (Çelik ve ark., 1998). Fakat bilindiği gibi, Ege

Bölgesi'nde de Akdeniz iklim tipi görülmekte ve bitkiler yağışsız geçen uzun bir kurak periyoda maruz kalmaktadırlar. Bitkide yüksek oranda transpirasyona neden olan, kuru, sıcak ve bulutsuz yaz mevsimi Akdeniz iklimi etkisindeki yerel flora üzerinde en stresli periyodu oluşturmaktadır (Mooney, 1981).

Yaptığımız bu çalışmanın, farklı asma çeşitlerinin kuraklık stresine karşı tolerans kriterlerini belirleyerek, dayanıklı, kaliteli ve verimi yüksek çeşitlerin saptanmasına katkıda bulunacağı düşünülmektedir. Ayrıca, susuz tarıma dayanıklı çeşitlerin saptanarak, kurak alanlarda üretim için değerlendirilmesine katkıda bulunmak amaçlanmaktadır. Uygulama açısından ise, ülkemizde yakın zamanda oluşturulmaya başlanmış olan şaraplık bağların susuz yamaç arazilere kurulması çalışmalarında, kullanılacak çeşitler açısından referans oluşturması beklenmektedir.

İşte bu amaçlarla, varolan literatür verileri de dikkate alınarak, deney materyali olarak kullandığımız sekiz asma çeşidine uygulanan kuraklık stresinin, bitkilerdeki iyon sızıntısı, paraquat toleransı, fotosentetik verim, yaş ve kuru ağırlık değerleri, bağıl su miktarı, fotosentetik pigment içeriği (klorofil a, klorofil b, karotenoit miktarı), prolin ve protein içeriği değişimleri, lipid peroksidasyonu ve reaktif oksijen türleri oluşumu (H_2O_2 miktarı) üzerine etkileri ortaya konmaya çalışılmıştır.

Bu kapsamda, karanlığa adapte edilmiş bitkisel materyalde PSII'nin maksimum veriminin değerlendirilmesini sağlayan F_v/F_m

değerleri fotosentetik etkinliğin hassas bir indikatörü olarak kullanılır. Diğer bir ifadeyle, F_v/F_M değeri, PSII'nin potansiyel kuantum etkinliğini yansıtır ve bir çok bitki türünde optimum değer 0.83 civarında ölçülmüştür (Bjorkman and Demmig, 1987; Johnson et al., 1993). Bitki strese maruz kaldığında, F_v/F_M oranının 0,83 değerinin altına düştüğü ölçülür; bu da fotoinhibisyon sürecine işaret etmektedir (Maxwell and Johnson, 2000).

Asma çeşitlerine uygulanan kuraklık stresinin, bitkilerdeki fotosentetik verim üzerine etkisini belirlemeye yönelik deney sonuçlarımıza göre, Kalecik karası çeşitinde F_v/F_M oranında önemli miktarda azalma gözlenmiş ve bu çeşitin kuraklık stresine diğer çeşitlere göre daha duyarlı olduğu sonucuna varılmıştır. Bunun dışında, uygulanan kuraklık stresinin, kontrollerine göre, 1103 P, 41 B, 1613 C, Çal karası ve Boğazkere çeşitlerinde fotosentetik verimi azalttığı, 140 Ru çeşitinde artırdığı ve 110 R çeşitinde değeri değiştirmedeği gözlenmiş, fakat bu değişim oranlarının istatistik açıdan önemli olmadığı saptanmıştır. Bu nedenle, anılan çeşitlerin fotosentetik veriminin kuraklık stresi ile etkilenmediği ve kuraklığa duyarlı olmadıkları düşünülmüştür.

Elde ettiğimiz sonuçlar, kuraklık şiddetindeki artışla beraber, dört farklı asma kültür bitkisinde F_v/F_M oranının, dolayısıyla fotosentez veriminin azaldığını saptayan Guan ve ark. (2004) bulgularıyla uyum göstermektedir. Ayrıca, Cai ve ark. (2005) tarafından iki kahve türünde (*Coffea arabica* ve *C. liberica*) kuraklık stresinin klorofil fluoresansı üzerine etkisinin araştırıldığı çalışmada da, orta derecedeki kuraklık stresinde fotosistem II'nin maksimum fotokimyasal veriminin

değişmediğini, şiddetli kuraklık stresinde ise, bu sistem etkinliğinin (yani F_V/F_M oranının) önemli ölçüde azaldığını gösteren ve bulgularımızla uyumlu olan sonuçlar ortaya konmuştur.

Strese bitki cevabı olarak oluşan reaktif oksijen türleri, membranlar ile tepkimeye girebilmekte ve bu yapıların fonksiyonunda değişikliklere neden olabilmektedir (Francisco et al., 2002; Diego et al., 2003). Reaktif oksijen türleri ile membran lipidlerinin otokatalitik peroksidasyonu, hücre membran bütünlüğünde kayıplara ve hücreden iyon sızıntısına neden olarak hücre permeabilitesinde artışlara yol açmaktadır (Shewfelt and Purvis, 1995; Blum and Ebercon, 1981). Strese uğramamış, hasar görmeyen bitki hücreleri iyonları membran içinde tutarlar. Hücreler strese maruz kaldıkça, iyonlar çevre dokulara sızar. Hücre bütünlüğünün ve dayanıklılığının ölçümü, yara almış ve yara almamış dokulardan suya sızan iyonların kondüktivitesinin karşılaştırılmasıyla yapılabilmektedir (Mattsson 1996, McNabb and Takahashi 2000).

Yapılan kondüktivite ölçümlerinde, kuraklık stresi uyguladığımız asma çeşitleri yapraklarından alınan disklerde hücre membranından ortama sızan iyonların miktarı belirlenmiş ve bulunan değerler Çizelge 3.1 ve Şekil 3.1’de verilmiştir.

Elde ettiğimiz bulgular irdelendiğinde, kuraklık stresi uygulanan bitkilerde, 41 B, 1613 C, 140 Ru, Boğazkere, Çal karası ve Kalecik karası çeşitlerinde iyon artışı, 1103 P ve 110 R çeşitlerinde de iyon azalışı gözlenmiştir. Fakat bu bitkilere uygulanan 10 günlük kuraklık stresinin, bu kriter yönünden önemli etki oluşturmadığı ve bu

parametreye dayanılarak çeşitlerin genel anlamda kuraklık stresinden fazla etkilenmediği belirlenmiştir.

Valentovič ve ark. (2006) tarafından kuraklığa toleranslı (*Zea mays* L. cv. Nova) ve kuraklığa duyarlı (*Zea mays* L. cv. Ankora) iki mısır çeşitinin, kök, mezokotil ve yaprak dokularından alınan örneklerin kondüktivite değerleri karşılaştırılmış ve elde ettikleri bulgulara göre, Ankora çeşitinin köklerindeki iyon sızıntısının, Nova çeşidine göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Ayrıca yaprak hücre membranlarının permeabilitesinin, kökle kıyaslandığında daha az artış gösterdiği ve yaprak kondüktivite değerinin, duyarlı Ankora çeşitinde daha yüksek olduğu gözlenmiştir. Bununla birlikte, her iki çeşitin mezokotilinden alınan örneklerde, iyon sızıntısı gözlenememiştir. Ayrıca iki asma çeşidine (*Vitis vinifera* L. cvs. Müller-Thurgau ve Lagrein) uygulanan düşük gece sıcaklığı stresinin, Lagrein çeşitinde iyon sızıntısında artışa yol açarken, Müller-Thurgau çeşitinin bu stresten etkilenmediği ve membran kararlılığını koruduğu saptanmıştır (Bertamini et al., 2007).

Herbisitler, kültür bitkilerinin büyüme sürecinde yetiştirme ortamında gelişen yabancı otları yok etmek için kullanılan kimyasal maddelerdir. Birçok tarımsal ürün üzerinde yaygın olarak kullanılan herbisitlerin çoğu, reaktif oksijen türleri (ROS) üretilmesiyle etkilerini gösterirler. Bu preparatlar ya direkt olarak radikal üretimiyle ya da bazı biyosentez reaksiyonlarının inhibisyonu ile reaktif oksijen türlerini üretirler. Çalışmamızda kullandığımız paraquat da bir herbisit olup, özellikle singlet oksijen radikali oluşturarak, klorofil parçalanmasına ve PSII

merkezinde bulunan D1 proteinini oksidatif hasara uğratarak, fotosistemlerin etkinliğini engellemektedir (Tambussi et al., 2004).

Açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 günlük bir su kısıtlamasına maruz bıraktığımız asma çeşitleri arasında, en yüksek paraquat toleransını 1103 P asma çeşitinin gösterdiği bulunmuştur. Kontrole göre, paraquat etkisiyle klorofil kaybının önemli derecede arttığı çeşitler ise, sırasıyla 1613 C, 41 B, 110 R, Çalkarası, 140 Ru, Boğazkere ve Kalecik karası'dır. Bu çeşitlerin paraquat (PQ) toleransının düşük olduğu ve bunların oksidatif hasar oluşturan kuraklık stresine 1103 P'ye göre daha duyarlı oldukları belirlenmiştir. Bu sonuçlarımız, Durmuş (2003) ile Tambussi ve ark. (2004) tarafından mısır ve soya fasulyesinde yapılan çalışmalarda, paraquat uygulamasının oksidatif hasarı artırdığını belirttikleri bulgularıyla uyumludur.

Stres bitkilerinde yaprak kuru ağırlığındaki belirgin azalmanın, çoğunlukla yaprak kalınlığı ve boyutundaki azalmadan kaynaklandığı bildirilmiştir (Bertamini et al., 2006). Stresin bir sonucu olarak yapraklardaki kuru ağırlık değişimi, değiştirilmiş karbon ve azot metabolizmalarından (Kluge, 1976) veya su kaybını en düşük düzeyde tutmak için geliştirilen bir mekanizma gibi görülen yaprak ölümü ve senesensinden ileri gelebilir (De Herralde et al., 1998). Su stresine uğrayan bir yaprağın boyut ve kalınlığındaki azalma, hücre bölünmesi ve büyümesinin önemli ölçüde azaldığının da bir göstergesi olmaktadır (Bertamini et al., 2006). Bu kapsamda, kuraklık stresi uyguladığımız asma çeşitlerinin yaprak yaş ve kuru ağırlığına ilişkin deneysel bulgularımız, kullandığımız sekiz asma çeşitinde de, bu değerlerin,

kontrollerine göre genellikle azaldığını göstermiştir (Çizelge 3.2). Özellikle, Boğazkere ve 1613 C çeşitlerinde, kontrole göre yaş ağırlıkta görülen önemli düşüş nedeniyle, bu çeşitlerin diğerlerine göre, kuraklık stresine daha duyarlı oldukları sonucuna varılmıştır. Kuru ağırlık verileri incelendiğinde ise, sadece Boğazkere çeşitinde istatistik önemde bir azalma meydana geldiği görülmüş ve yine bu çeşitin kuraklığa daha duyarlı olduğu sonucuna varılmıştır. Bu yönde, bir asma kültür çeşitinde (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) yapılan kuraklık stresi uygulamasının, kontrollerine göre, stresli bitkilerde yaş ve kuru ağırlık azalmasına neden olduğunu gösterilmiştir (Bertamini et al., 2006). Bulgularımızla uyumlu buna benzer sonuçlar, *Argyranthemum coronopifolium* bitkisinde De Herralde ve ark. (1998) ile buğday bitkisinde de Lu ve Zhang (1999) tarafından da bildirilmiştir.

Bitkilerin su içeriği, turgorun korunması ve bitkilerin topraktan mineral maddeleri alabilmesini sağlamaktadır. Bağlı su içerikleri azaldığında, bitki hücreleri turgorunu kaybederek büzülmekte ve ozmotik dengeyi koruyucu mekanizmalarını devreye sokarak hücre hacminin korunmasını kontrol altına almaya çalışmaktadır (Çırak ve Esendal, 2003). Birçok stres koşulunda olduğu gibi, tuz ve kuraklık stresine gösterilen tepkilerden birisi de yaprak bağlı nem içeriğinde görülen azalmadır (Lopez et al., 2002).

Bağlı su içeri (RWC) kriteri yönünden yaptığımız, Çizelge 3.2 ve Şekil 3.6'da verilen analiz sonuçlarımız incelendiğinde, materyal olarak kullandığımız 8 asma çeşitinde de kuraklık stresi uygulamasının, kontrole oranla, bağlı su içeriğinin büyük ölçülerde azalmasına yol açtığı

görülmüştür. Kontrole göre bağıl su içeriğinde en fazla azalma, sırasıyla Çal karası, 41 B ve 1613 C çeşitlerinde gözlenmiş ve bu asma çeşitlerinin kuraklık stresine diğer çeşitlere göre daha duyarlı oldukları sonucuna varılmıştır. Bu yöndeki bulgularımız, Bota ve ark. (2004) tarafından *Vitis vinifera* L., *Rhamnus alaternus* ve *R.ludovici-salvatoris* türlerinde yaptıkları çalışmada, kuraklık sürecinde bağıl su içeriği ve su potansiyelinde gözledikleri düşüşleri açıklamada yaptıkları yorumlar ile uyushmaktadır. Ayrıca bu yöndeki bulgularımız, kuraklık stresi uygulanan bir asma çeşitinde (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) Bertamini ve ark. (2006); mısır bitkisinde Nagy ve ark. (1995) ve buğday çeşitlerinde El Hafid ve ark.. (1998) tarafından yapılan çalışmalarda, bitkilerin bağıl su içeriklerinin azaldığı gösteren sonuçlarıyla benzerlik göstermektedir.

Kuraklığın, bitkilerde stomal kapanmaya neden olan su kısıtlamalarına yol açtığı bilinmektedir (Patakas et al., 2005). Kuraklıktan olumsuz etkilenen ana metabolik yollardan biri de fotosentezdir. Bu etkinliğin, esas olarak su kaybını azaltan, fakat aynı zamanda karboksilasyon bölgelerine karbondioksit akışını azaltan stomal kapanmadan kaynaklandığı belirlenmiştir (Flexas et al., 1998; Escalona et al., 2002). Su stresinin bitkilerdeki klorofil içeriğinde yol açtığı azalmaların, kloroplast membranlarının zarar görmesi ve lamellar vezikülasyonun bozulması gibi etkilerden kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Kaiser et al., 1981).

Akdeniz iklimi tarla koşullarında susuzluk, yaz süresince yavaş yavaş gelişir ve bu olguya yüksek sıcaklık ve yüksek ışık şiddetinin de eşlik etmesiyle, diğer birçok türde olduğu gibi, asma (*Vitis vinifera* L.)

bitkisinde de, stomal ve stomal olmayan kısıtlamalardan dolayı, tipik yaz günleri boyunca, fotosentez etkinliğinin azaldığı belirtilmiştir (Mountinho-Pereira et al., 2004).

Ele aldığımız asma çeşitlerine uyguladığımız kuraklık stresinin, bitkilerdeki klorofil pigmentleri içeriği üzerine etkilerine ilişkin analiz bulgularımız, kuraklık stresinin, kontrole göre, klorofil a miktarında 1613 C çeşitinde önemli artışa, Çal karası çeşitinde ise önemli ölçüde azalışa neden olduğunu göstermiştir. Bu yönde, klorofil b değerleri incelendiğinde ise, sadece 1103 P ve 1613 C çeşitlerinde önemli oranda artış gözlenmiştir. Fotosentez etkinliği açısından önemli olan klorofil a/b oranına ilişkin bulgularımız, çeşitler arasında karşılaştırıldığında, özellikle Çal karası çeşitinde dikkate değer ölçüde bir azalma meydana gelmiştir. Toplam klorofil içeriği analiz bulgularımıza göre ise, yaptığımız kuraklık uygulamasının, diğer çeşitlerin aksine, 1613 C çeşitinde bu değer önemli ölçüde artmasına neden olduğu bulunmuştur.

Bertamini et al. (2006) tarafından, kuraklık stresi uygulanan *Vitis vinifera* L. cv. Riesling bitkisinde, kontrole göre stres bitkisinde klorofil a, klorofil b ve klorofil (a+b) içeriklerinde dikkate değer bir azalma gözlenmiştir. Ayrıca *Rosmarinus officinalis* bitkilerine uygulanan kuraklık stresinde toplam klorofil (a+b) içeriğinde önemli kayıplar oluşmuştur (Munné-Bosch and Alegre, 2000). Ek olarak, Bertamini ve ark. (2007) tarafından iki asma çeşitinde (*Vitis vinifera* L. cvs. Müller-Thurgau ve Lagrein) düşük gece sıcaklığı (LNT) stresinin, fotosentetik pigment içeriği üzerine etkisi araştırılmıştır. Araştırmacıların bulgularına göre, LNT stresindeki Lagrein bitkilerinde klorofil içeriği önemli

derecede azalmasına karşın, Müller-Thurgau çeşitinde değişmeden kalmıştır. Ayrıca Müller-Thurgau bitkisinde artan klorofil a/b oranı, stres toleransının bir indikatörü olarak değerlendirilmiştir.

Asma çeşitlerine uygulanan kuraklık stresinin, bitkilerdeki klorofil pigment içeriği (klorofil a, klorofil b, klorofil a/b oranı, toplam klorofil) değişimlerini belirlemeye yönelik deney sonuçlarımız, bu kapsamdaki literatürle kıyaslandığında, incelediğimiz tüm çeşitlerin fotosentetik pigment içeriklerinde, belirgin bir azalma gözlenmediği gibi, tam tersine, çeşitlerin çoğunda klorofil a ve b ile toplam klorofil miktarlarında artışlar olduğu görülmüştür.

Kloroplastlarda yardımcı pigment olarak görev alan ve antioksidan özellikleriyle fotosistemleri ışığın zararlı etkilerinden koruyan karotenoidlerin en önemlileri karoten ve ksantofillerdir. Karotenoidler, singlet oksijeni temizlerler ve enerjiyi ısı şeklinde dağıtırlar (Mathis and Kleo, 1973). Ksantofil siklusu aracılığıyla fazla uyarılmış enerjiyi dağıtırlar (Zhang and Kirkham, 1996). Zincir reaksiyonları sonlandırmak için lipid peroksidasyon ürünleriyle reaksiyona girerler ve böylece lipid peroksidasyonundan membranların korunmasına katkı sağlarlar (Burton and Ingold, 1984). Görüldüğü gibi, fotosentetik dokulardaki karotenoidlerin esas koruyucu rolü, oksidatif stresin neden olduğu zararların ortadan kaldırılması (Boo and Jung, 1999) ve PSII pigmentlerindeki fazla enerjinin dağıtılması (Demming-Adams and Adams, 1996) yönündedir.

Materyalimizi oluşturan asma çeşitlerinde kuraklık stresinin karotenoit miktarı üzerindeki etkilerine ilişkin analiz sonuçlarımız, Çizelge 3.7 ve Şekil 3.11’de verilmiştir. Bulunan değerler incelendiğinde, karotenoit miktarındaki en göze çarpan artış 41 B çeşitinde gözlenmiş ve bu çeşitte meydana gelen karotenoit artışı önemli bulunmuştur. Bu veriye göre, 41 B çeşitinin kuraklığa karşı diğer çeşitlere göre daha toleranslı olduğu söylenebilir. Kalecik karası, 110 R, Çal karası, Boğazkere, 1103 P, 1613 C ve 140 Ru çeşitlerinde ise, stres uygulaması ile kontrole göre karotenoit miktarlarında önemli değişim olmadığı gözlenmiştir. Elde ettiğimiz bulgular, kuraklığa maruz kalan bitkilerin, genellikle endogen α -tokoferol ve karotenoit seviyelerini oksidatif stresle başa çıkmak için artırdıkları yönündeki literatürle uyumludur (Fryer, 1992; Eskling et al., 1997; Depka et al., 1998; Munné-Bosch and Alegre, 2000).

Prolin, kuraklık ve tuzluluk stresi altındaki bitkilerde görülen önemli bir ozmotik koruyucu (Delauney and Verma, 1993; Rhodes et al., 2002) ve asma yaprakları içinde en bol bulunan serbest amino asittir (Kliwer and Nassar, 1966; Cramer et al., 2007). Prolin konsantrasyonundaki artışlar, organizmanın dehidrasyona verdiği en yaygın cevaplardan biridir (Yancey et al., 1982; Delauney and Verma 1993; Cramer et al., 2007). Prolin, glutamin ya da ornitinden sentezlenir ve prolinin glutaminden oluşum yolu, ozmotik stres altında daha baskındır (Yamada et al., 2005). Bu amino asit, özellikle su stresinden etkilenmiş büyüme apikalleri için azot ve enerji kaynağı, ROS’un detoksifikasyonunda görev alan bir ajan ve en önemlisi de, zararlı iyonik etkileri olmaksızın hücre içinde yüksek konsantrasyonlarda birikebilen,

bir pH düzenleyicisi ve ozmotik ayarlama için uyumlu bir ozmotik koruyucudur (Yancey et al., 1982; Demiral, 2003; Kocsy et al., 2005; Cramer et al., 2007).

Asma çeşitlerine uygulanan kuraklık stresinin, bitkilerdeki prolin içeriği değişimlerini belirlemeye yönelik deney sonuçlarımıza göre, strese maruz kalmış bitkilerin çoğunda prolin miktarı, kontrole göre büyük oranda artmıştır. 1613 C, Kalecik karası ve Çalkarası'nda gözlenen prolin miktarındaki önemli artış, bu çeşitlerin kuraklık stresine diğer çeşitlere göre daha duyarlı olduklarını göstermektedir. Bunlar yanında, yapılan varyans analizlerine göre, prolin içeriğinde önemli değişiklik görülmeyen Boğazkere, 1103 P, 41 B, 140 Ru ve 110 R çeşitlerinin, kuraklık stresine duyarlı olmadıkları sonucuna varılabilir.

Elde ettiğimiz sonuçlar, kuraklık stresinde, *Petunya* ve *Arabidopsis* bitkilerinde (Yamada et al., 2005) gözlenen prolin birikiminin, stres toleransında önemli olduğunu belirten verilerle ve ayrıca, su ve tuz stresine maruz bırakılmış *Vitis vinifera* cv. Cabernet Sauvignon bitkilerinde, tuz stresi uygulamasıyla karşılaştırıldığında, su stresine maruz bırakılmış bitkilerde prolin artışının daha fazla olduğu yönündeki çalışmayla da (Cramer et al., 2007) uyumludur. Bunların yanı sıra, elde ettiğimiz sonuçlar, asma (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) bitkileri üzerinde yapılan kuraklık stresi uygulamasının, kontrollerine göre, prolin miktarında artışa neden olduğuna ilişkin Bertamini ve ark. (2006) araştırma bulguları ile uyumludur.

Çevresel streslerin, bitkilerde proteinlerin nicelik ve nitelik olarak değişimlerine yol açmakla, telafi edilebilir metabolik değişiklikleri harekete geçirebildikleri ortaya konmuştur (Ramagopal, 1987). Stres altında, protein içeriğindeki azalma ve eş zamanlı olarak gerçekleşen amino asit havuzundaki artış, proteolizin arttırılması ve protein sentezinin azalmasıyla açıklanabilir (Thakur and Thakur, 1987). Su stresiyile ilişkili amino asit birikiminin, ozmotik ayarlamaya katkıda bulunan uyumsal bir sürecin parçası olduğuna inanılır (Ali Ahmad and Basha, 1998).

Açık hava koşullarında yetiştirilen asma çeşitlerine uyguladığımız 10 günlük kuraklık stresinin protein içeriği üzerine etkilerine ilişkin bulgularımıza göre, genel olarak kuraklık stresi protein içeriğinde azalmaya neden olmuştur. Çizelge 3.4 ve Şekil 3.13’de görüldüğü üzere, 1613 C, Boğazkere, Çalkarası, 110 R ve 41 B çeşitinin protein miktarında önemli azalma gözlenmiş ve bu çeşitlerin kuraklık stresine duyarlı oldukları sonucuna varılmıştır. Çalışılan diğer asma çeşitlerinde (1103 P, 140 Ru, Kalecik karası), çözünür protein miktarlarında önemli değişim görülmemiş ve bu çeşitlerin kuraklık stresi uygulamasına duyarlı olmadığı düşünülmüştür.

Bu yönde elde ettiğimiz sonuçlar, Thakur ve Thakur (1987)’un, su stresindeki mısırlarda, kontrol bitkilerine göre daha yüksek bir proteaz aktivitesi olduğunu gösteren bulgularıyla uyumludur. Yine bu sonuçlarımız, bir asma çeşitinde (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) yapılan kuraklık stresi uygulamasının, total yaprak proteini ve serbest amino asit miktarı üzerindeki etkilerini ortaya koyan Bertamini ve ark. (2006) bulgularıyla uyuşmaktadır. Bu çalışmada, arttırılmış proteaz aktivitesinin,

asma bitkilerinde artan proteolize işaret ettiği ve total yaprak protein içeriğindeki azalmanın, amino asitlerin önemli derecede birikimine neden olan su stresinden kaynaklandığı vurgulanmıştır (Bertamini et al., 2006).

Bitkilerde strese tepkinin biyokimyasal belirteçlerinden biri de lipit peroksidasyonudur. Bu olay, membranda bulunan ve çift bağ taşıyan doymamış yağ asitlerinin (RH), reaktif oksijen türleri tarafından peroksitler, alkoller, aldehidler, hidroksi yağ asitleri gibi çeşitli ürünlere yıkılması reaksiyonudur. Lipit hidroperoksitlerinin (ROOH) yıkımı ile oluşan ve biyolojik olarak aktif olan aldehidler, ya hücre düzeyinde metabolize edilirler, ya da başlangıçtaki etki alanlarından diffüze olup, hücrenin diğer bölümlerinde de peroksidasyonun başlamasına neden olurlar (Yılmaz ve Bahçecioğlu, 2000). Üç veya daha fazla çift bağ içeren yağ asitlerinin peroksidasyonunda malondialdehid (MDA) meydana gelir (Smirnoff, 1993). Malondialdehit, membran bileşenlerinin çapraz bağlanmasına ve polimerleşmesine neden olarak, membran bütünlüğünün bozulmasına ve hücrenin elektrolitlere permeabilitesinin artmasına yol açmaktadır (Tarin et al., 1998). Membran lipitlerinin peroksidasyonu ve proteinlerin –SH gruplarının oksidasyonu, oksidatif stresin bir göstergesi olarak dikkate alınır (Smirnoff, 1993; Boominathan and Doran, 2002; Sharma and Dubey, 2005). Tiyobarbitürik asitle ölçülen malondialdehid (MDA), oksidatif hasarı göstermede yaygın olarak kullanılan bir parametredir (Yılmaz ve Bahçecioğlu, 2000).

Kuraklık stresi uyguladığımız asma çeşitlerinde, malondialdehid (MDA) miktarında meydana gelen değişimlere göre belirlemiş olduğumuz lipit peroksidasyonu değerlerini gösteren bulgularımız

Çizelge 3.5 ve Şekil 3.14’de verilmiştir. Bu sonuçlara göre, kuraklık stresinin kontrole göre, malondialdehid miktarında önemli ölçüde artışa neden olduğu çeşitler 1103 P, Boğazkere, 110 R, 1613 C, Çal karası ve 140 Ru olarak bulunmuş ve bu çeşitlerin kuraklık stresine diğer çeşitlere göre daha duyarlı oldukları sonucuna varılmıştır. MDA içeriği 41 B çeşitinde önemli derecede azalmış ve bu çeşitin oksidatif stresten daha iyi korunduğu, diğer bir ifadeyle kuraklık stresine daha toleranslı bir tür olduğu sonucuna varılmıştır. Kalecik karası çeşitindeki değişim oranı ise önemli bulunmamış ve bu çeşitin kuraklık stresine diğer çeşitlerle karşılaştırıldığında duyarlı olmadığı düşünülmüştür.

Cai ve ark. (2005), iki kahve türü (*Coffea arabica* ve *C. liberica*) üzerinde kuraklık stresinin lipit peroksidasyonuna etkisi araştırmış ve elde ettikleri sonuçlara göre, orta derecedeki kuraklık şiddetinde lipit peroksidasyonu görülmezken, şiddetli kuraklık stresi altında, özellikle kuraklığa daha duyarlı olan *C. arabica* türünde malondialdehid birikimi gözlenmiştir. Elde ettiğimiz veriler, Cai ve ark. (2005) tarafından elde edilen bulgularla benzeşmektedir.

Bitkilerde herhangi bir çevresel stres altında reaktif oksijen türleri (ROS) üretiminin uyarıldığı bilinmektedir (Sgherri et al., 1996). ROS, süperoksit (O_2^-) ve serbest hidroksil radikalleri (OH) ile hidrojen peroksit (H_2O_2) ve singlet oksijeni içermekte olup, lipit peroksidasyonu, proteinlerin denatürasyonu, DNA’nın mutasyonu gibi etkilerin yanı sıra, çeşitli hücresel oksidatif hasarlara da neden olmaktadır (Smirnoff, 1993; Sharma and Dubey, 2005). Çiftlenmemiş elektrona sahip olmadığı için radikal olarak adlandırılmayan H_2O_2 , süperoksit ile reaksiyona

girdiğinde, serbest oksijen radikalleri içinde en yüksek toksisiteye sahip olan hidroksil radikallerini oluşturmaktadır (Baker and Orlandi, 1995).

Deney materyali olarak kullanılan asma fidelerine uyguladığımız 10 günlük kuraklık stresinin, 1613 C ve 1103 P çeşitlerinde önemli derecede hidrojen peroksit artışına neden olduğu bulunmuş ve bu çeşitlerin kuraklığa duyarlı olduğu sonucuna varılmıştır. Buna karşın, Boğazkere çeşitinde, hidrojen peroksit miktarında önemli bir azalma görüldüğünden, bu çeşitin kuraklığa toleranslı olduğu düşünülmüştür.

Bu kritere ilişkin bulgularımız, Sofo ve ark. (2005) tarafından, 70 günlük bir kurak dönemin ardından tekrar sulama uygulanan interspesifik dört *Prunus* hibritinde, kuraklık stresi boyunca H_2O_2 miktarının arttığını ve daha sonra yapılan sulama süresince de hidrojen peroksit miktarının azaldığını belirten araştırma sonuçlarıyla uygunluk göstermektedir.

Açık hava koşullarında (yaz dönemi) 10 gün süresince kuraklık stresi uyguladığımız 5 Amerikan asma anacı (1103 P, 110 R, 140 Ru, 41 B, 1613 C) ve 3 yerli şaraplık asma çeşitinde (Kalecik karası, Çal karası, Boğazkere), bu stres etkilerini irdelediğimiz fizyolojik ve biyokimyasal kriterlere ilişkin analizlerde elde ettiğimiz bulguları, istatistik analizler ve literatür verileri kapsamında genel olarak değerlendirdiğimizde; 140 Ru'nun kuraklık stresine en toleranslı, 1613 C'nin ise en duyarlı anaç olduğu belirlenmiştir. Ayrıca, 1613 C anacı ile Kalecik karası, Çal karası ve Boğazkere şaraplık asma çeşitlerinin diğer anaçlara göre, kuraklık stresine daha duyarlı oldukları saptanmıştır. Elde ettiğimiz veriler ışığında, susuz yamaç arazilere kurulacak şaraplık bağlarda, anaçlar üzerine yapılacak aşılama, çalışmada kullanılan diğer anaçlara göre,

kuraklığa en toleranslı olan 140 Ru anacının kullanılması ve en duyarlı olan 1613 C anacının ise kullanılmaması gerektiği kanısındayız. Bunun dışında, ele aldığımız Kalecik karası, Çal karası ve Boğazkere şaraplık asma çeşitlerinin, incelediğimiz kriterlere verdikleri değişken tepkiler nedeniyle, kuraklıktan etkilenme düzeylerinin kesin ifade edilebilmesi için, kuraklığa ilişkin başka parametrelerin de araştırılması gerektiği görüşündeyiz.

KAYNAKLAR DİZİNİ

- Abe, H., Yamaguchi-Shinozaki, K., Urao, T., Iwasaki, T., Hosakawa, D., Shinozaki, K.,** 1997, Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought and abscisic acid regulated gene expression. Plant Cell 9: 1859-1868.
- Ağaoğlu, Y. S., Ergül, A. ve Aras, S.,** 2004, Molecular characterization of salt stress in grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) and rootstocks. Vitis 43(3): 107-110.
- Alexieva, V., Ivanov, S., Sergiev, I. and Karanov, E.,** 2003, Interaction between stresses. Bulg. J. Plant Physiol., Special Issue, 1-17.
- Ali Ahmad, M. and Basha, S.M.,** 1998, Effect of water stress on composition of peanut leaves. Peanut Sci., 25: 31-34.
- Alscher, R.G., Donahue, L.J and Cramer, C.L.,** 1997, Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. Physiol. Plant, 100: 224-233.
- Altınkut, A., Kazan, K., İpekçi, Z. ve Gözükırmızı, N.,** 2001, Tolerance to paraquat is correlated with the traits associated with water stress tolerance in segregating F2 populations of barley and wheat. Euphytica, 121: 81-86.
- Arora, A., Sairam, R.K. and Srivastava, G.C.,** 2002, Oxidative stress and antioxidative systems in plants. Curr. Sci., 82: 1227-1238.

KAYNAKLAR (devam)

- Asada, K.**, 1994, Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues, In: Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants. Foyer, C.H., Mullineaux, P.M., Eds., CRC Press, Boca Raton.
- Baker, N.R.**, 1991, A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant.*, 81: 563-570.
- Baker, C.J. and Orlandi, E.W.**, 1995, Active oxygen in plant pathogenesis. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 33: 299-321.
- Balibrea, M.E., Rus-Alvarez, A.M., Bolarín, M.C. and Pérez-Alfocea, F.**, 1997, Fast changes in soluble carbohydrates and proline contents in tomato seedlings in response to ionic and non-ionic iso-osmotic stresses. *J. Plant Physiol.*, 151: 221–226.
- Bartosz, G.**, 1997, Oxidative stress in plants. *Acta Physiol. Plat.*, 19: 47-64.
- Bates, L.S., Waldren, R.P. and Teare, I.D.**, 1973, Rapid determination of proline for water-studies. *Plant and Soil.*, 39: 205-207.
- Bertamini M., Zulini L., Muthuchelian K. and Nedunchezian N.**, 2006, Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) plants. *Photosynthetica* 44 (1): 151- 154.

KAYNAKLAR (devam)

- Bertamini M., Zulini L., Muthuchelian K. and Nedunchezian N.,** 2007, Low night temperature effects on photosynthetic performance on two grapevine genotypes. *Biologia Plantarum*, 51(2): 381-385.
- Bjorkman, O. and Demmig, B.,** 1987, Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77 k among vascular plants diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Blum, A.,** 1986, Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2: 199-237.
- Blum, A. and Ebercon, A.,** 1980, Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci.*, 21: 43–47.
- Boo, Y.C. and Jung, J.,** 1999, Water deficit-induced oxidative stres and antioxidative defenses in rice plants. *Plant Physiol.*, 155: 255-261 pp.
- Boominathan, R. and Doran, P.M.,** 2002, Ni- induced oxidative stress in roots of the Ni hyper accumulator, *Alyssum bertolonii*. *New Phytol.*, 156: 205–215.
- Bowler, C., Montagu, M.V. and Inzé, D.,** 1992, Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43: 83-116.

KAYNAKLAR (devam)

- Bradford, M.**, 1976, A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of proteins utilizing the principle of protein dye binding. Anal. Biochem, 72: 248-250.
- Bray, E.A.**, 1997, Plant responses to water deficit. Trends Plant Sci., 2: 48-54.
- Burton, G.W. and Ingold, K.U.**, 1984, β -carotene: An unusual type of lipid antioxidant. Science, 224: 569-573.
- Cai, Z.Q., Chen, Y.J., Guo, Y.H. and Cao, K.F.**, 2005, Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration. Photosynthetica, 43 (2): 187-193.
- Çakmak, I. and Horst, W.J.**, 1991, Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). Physiol. Plant., 83: 463-468.
- Campbell, M.K.**, 1991, Biochemistry, Harcourt Brace Jovanovich College Publishers, Fort Worth, USA.
- Cerrutti, P.A.**, 1994, Oxy-radicals and cancer. Lancet, 344: 862-863.

KAYNAKLAR (devam)

- Chaves, M.M., Santos, T.P., Souza, C.R., Ortuño, M.F., et al., 2007,** Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology* ISSN, 16: 237-252.
- Chimenti, C.A, Pearson, J. and Hall, A.J., 2002,** Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Res.*, 75: 235-246.
- Close, T.J., 1997,** Dehydrins: a commonalty in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiol Plant*, 100: 291-296.
- Cramer, G.R., Ergül, A., Grimplet, J., Tillet, R.L., et al., 2007,** Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Funct. Integr. Genomics*, 7: 111–134.
- Çavdar, C., Sifil, A. ve Çamsarı, T., 1997,** Reaktif oksijen partikülleri ve antioksidan savunma. *Office Journal of the Turkish Nephrolgy*, 3-4: 92-95.
- Çelik, H., Ağaoğlu, Y.S., Fidan, Y., Marasalı, B. ve Söylemezoğlu, G., 1998,** Genel Bağcılık, Sunfidan A.Ş. Mesleki Kitaplar Serisi:1, Fersa Matbaacılık, Kızılay-Ankara.
- Çırak, C. ve Esendal, E., 2006,** Soyada Kuraklık Stresi. *OMÜ Zir. Fak. Dergisi*, 21(2): 231-237.

KAYNAKLAR (devam)

- De Herralde, F., Biel, C., Savé, R., Morales, M.A., Torrecillas, A., Alarcón, J.J., Sánchez-Blanco, M.J.,** 1998, Effect of water and salt stresses on growth, gas exchange and water relations in *Argyranthemum coronopifolium* plants. Plant Sci. 139: 9-17.
- Delauney, A.J. and Verma, D.P.S.,** 1993, Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. Plant J., 4: 215-223.
- Demiral, T.,** 2003, Genç Pirinç Fidelerine Dışarıdan Glisinbetain Uygulanmasıyla, Tuza (NaCl) Toleransının Arttırılmasında Antioksidant Enzim Aktivitesinin Rolünün Araştırılması. Yüksek Lisans Tezi, Biyoloji Anabilim Dalı.
- Demming- Adams, B. and Adams, W.W.,** 1996, Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. Planta, 198: 460-470.
- DeWald, D.B., Torabinejad, J., Jones, C.A., Shope, J.C., Cangelosi, A.R. et al.,** 2001, Rapid accumulation of phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate and inositol 1,4,5-trisphosphate correlates with calcium mobilization in salt-stressed *Arabidopsis*. Plant Physiol., 126: 759–769.

KAYNAKLAR (devam)

- Diego, A.M., et al.,** 2003, Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environ. Exp. Bot.*, 49: 69-76.
- Durmuş, N.,** 2003, Büyümeği Düzenleyici Maddelerin Oksidatif Stres Üzerine Etkileri. Karadeniz Teknik Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi.
- Ekanaye, I.J., De Datta, S.K., and P.L.,** 1993, Effect of water deficit stress on diffuse resistance, transpiration and spikelet desiccation of rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 72: 73-80.
- El Hafid, R., Smith, D.H., Karrou, M. and Samir, K.,** 1998, Physiological attributes associated with early season drought resistance in spring durum wheat cultivars. *Can. J. Plant Sci.*, 78: 227- 237.
- El Maarouf, H., Zuily-Fodil, Y., Gareil, M., d'Arcy-Lameta, A., Pham-Thi, A.T.,** 1999, Enzymatic activity and gene expression under water stress of phospholipase D in two cultivars of *Vigna unguiculata* L. Walp. Differing in drought tolerance. *Plant Mol. Biol.*, 39: 1257–1265.
- Eriş, A.,**1990, Bahçe Bitkileri Fizyolojisi, U.Ü.Z.F. Yay. Ders Notları No: 11, Bursa.

KAYNAKLAR (devam)

- Escalona, J., Delgado, E. and Medrano, H.,** 1997, Irrigation effects on grapevine photosynthesis. *Acta Hortic.*, 449: 449-455.
- Flexas, J., Escanola, J. M. and Medrano, H.,** 1999, Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines, *Plant Cell & Environment*, Volume 22, Page 39.
- Foyer, C.H. and Noctor, G.,** 2003, Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiol. Plantarum*, 119: 355–364.
- Frank, W., Munnik, T., Kerkmann, K., Salamini, F. and Bartels, D.,** 2000, Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*, *Plant Cell*, 12: 111–123.
- Francisco, J.P., Daniel, V. and Nilo, M.,** 2002, Ascorbic Acid and Flavonoid- peroxidase Reaction as a Detoxifying System of H₂O₂ in Grapevine Leaves. *Phytochemistry*, 60: 573-580.
- Gorham, J.,** 1995, Betaines in higher plants: biosynthesis and role in stress metabolism. In Wallsgrave, R.M. ed, *Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 171-203.

KAYNAKLAR (devam)

- Göksoy, A.T. ve Turan, Z.M.**, 1991, Kuraklığın Bitki Fizyolojisi ve Morfolojisi Üzerine Etkileri, U.Ü.Z.F. Dergisi, 8: 189-199.
- Guan, X.Q., Zhao, S.J., Li, D.Q. and Shu, H.R.**, 2004, Photoprotective function of photorespiration in several grapevines cultivars under drought stress, *Photosynthetica* 42(1): 31-36.
- Guy, C.L.**, 1990, Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism, *Annu. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.*, 41: 187-223.
- Hartung, W., Sauter, A. and Hose, E.**, 2002, Absciscic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to?. *J. Exp. Bot.*, 53: 27-37.
- He, J.X., Wang, J. and Liang H.G.**, 1995, Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves, *Physiol. Plant.*, 93: 771-777.
- Hirayama, T. , Ohto, C., Mizoguchi, T. and Shinozaki, K.**, 1995, A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 92: 3903-3907.

KAYNAKLAR (devam)

- Hoekstra, F.A., Golovina, E.A. and Buitink, J.,** 2001, Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 6: 431–438.
- Iba, K.,** 2002, Acclimative responses to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 53: 225-245.
- Jacob, T., Ritchie, S., Assmann, S.M. and Gilroy, S.,** 1999, Absciscic acid signal transduction in guard cells is mediated by phospholipase D activity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 12192–12197.
- Jacobson, M.D.,** 1996, Reactive Oxygen Species and Programmed Cell Death, *TIBS*, 21: 83-86.
- Johnson, G.N., Young, A.J., Scholes JD and Horton, P.,** 1993, The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell Environ.* 16: 673-679.
- Jonak, C., Ligterink, W. and Hirt, H.,** 1999, MAP kinases in plant signal transduction. *Cell Mol. Life Sci.*, 55: 204-213.
- Jones, H.G.,** 1992, *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, Cambridge.

KAYNAKLAR (devam)

- Kaiser, W.M., Kaiser, G., Schöner, S. and Neimanis, S., 1981,** Photosynthesis under osmotic stress. Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts, and leaf slices after exposure to high solute concentrations. *Planta* 153: 430-435.
- Kalefetoğlu, T. ve Ekmekçi, Y., 2005,** The Effect of Drought on Plants and Tolerance Mechanisms. *G. U. Journal of Science*, 18(4): 723-740.
- Karpinska, B., Wingsle, G. and Karpinski, S., 2000,** Antagonistic effects of hydrogen peroxide and glutathione on acclimation to excess excitation energy in *Arabidopsis*. *IUBMB Life* 50: 21–26.
- Katagiri, T., Takahashi, S. and Shinozaki, K., 2001,** Involvement of a novel *Arabidopsis* phospholipase D, AtPLD delta, in dehydration-inducible accumulation of phosphatidic acid in stress signaling. *Plant J.*, 26: 595–605.
- Kerepesi, I. and Galiba, G., 2000,** Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Sci.*, 40: 482-487.

KAYNAKLAR (devam)

- Kliewer, W.M. and Nassar, A.R.,** 1966, Changes in concentration of organic acids, sugars, and amino acids in grape leaves. *Am. J. Enol. Vitic*, 17: 48–57.
- Kluge, M.,** 1976, Carbon and nitrogen metabolism under water stress. – In: Lange, O.L., Kappen, L., Schulze, E.-D. (ed.): *Water and Plant Life*. pp. 243-252.
- Kocsy, G., Laurie, R., Szalai, G., Szilagyi, V. et al.,** 2005, Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses. *Physiol. Plant.*, 124: 227–235.
- Kozlowski, T.T. and Pallardy, S.G.,** 1997, *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Larcher, W.,** 1995, *Physiological Plant Ecology, Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee, Y., Choi, Y.B., Suh, J., Lee, J., Assmann, S.M. et al.,** 1996, Absciscic acidinduced phosphoinositide turnover in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Plant Physiol.*, 110: 987–996.
- Levitt, J.,** 1980, *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Acedemic Press, Inc. London.

KAYNAKLAR (devam)

- Liu, Q., Kasuga, M., Sakuma, Y. , Abe, H., Miura, S. et al.,** 1998, Two transcription factors, DREBI and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought and low temperature responsive gene expression respectively, in *Arabidopsis*. Plant Cell 10: 1391–1406.
- Lopez, C. M. L., Takahashi, H., and Yamazaki, S.,** 2002, Plant-water relations of kidney bean plants treated with NaCl and foliarly applied glycinebetaine. J. Agronomy & Crop Science, 188: 73-80.
- Lu, C. and Zhang, J.,** 1999, Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. J. Exp. Bot., 50: 1199-1206.
- Mahajan, S. and Tuteja, N.,** 2005, Cold, salinity and drought stresses: An overview, archives of biochemistry and biophysics. 444: 139-158.
- Mani, S., Van de Cotte, B., Montagu, M.V. and Verbruggen, N.,** 2002, Altered levels of proline dehydrogenase cause hypersensitivity to proline and its analogs in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 128: 73-83.

KAYNAKLAR (devam)

- Mansfield, T.J. and Atkinson, C.J.**, 1990, Stomatal behaviour in water stressed plants- In: R.G. Alscher, J.R. Cumming (Eds.), Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms. Wiley-Liss, New York, pp. 241–264.
- Markx, J.L.**, 1987, Oxygen free radicals linked to many diseases. Science, 235: 529-31.
- Martre, P., Morillon, R., Barrieu, F., North, G.B., Nobel, P.S. and Chrispeels, M.J.**, 2002, Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. Plant Physiol, 130: 2101-2110.
- Mathis, P. and Kleo, J.**, 1973, The triplet state of β -carotene and analog polyenes of different length. Photochem. Photobiol., 18: 343-346.
- Mattsson, A.**, 1996, Predicting field performance using seedling quality assessment. New Forests., 13: 223-248.
- Maxwell, K. and Johnson, G.N.**, 2000, Chlorophyll fluorescence-a practical guide. J. Exp. Bot., 51: 659-668.
- McKersie, B.D. and Leshem, Y.**, 1994, Stress and Stress Coping in Cultivated Plants. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

KAYNAKLAR (devam)

- McNabb, K. and Takahashi, E.**, 2000, Freeze damage to loblolly pine seedlings as indicated by conductivity measurements and outplanting survival. Auburn University Southern Forest Nursery Management Cooperative. Research Report 00-4.
- Mikolajczyk, M., Olubunmi, S.A., Muszynska, G., Klessig, D.F. and Dobrowolska, G.**, 2000, Osmotic stress induces rapid activation of a salicylic acid-induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells. *Plant Cell*, 12: 165–178.
- Moghaieb, R.E.A, Saneoka, H. and Fujita, K.**, 2004, Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betain aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. *Plant Sci.*, 166: 1345-1349.
- Mooney, H.A.**, 1981, Primary production in Mediterranean climate regions. In : Di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R.L., eds, *Mediterranean type shrublands-ecosystems of the world*. Elsevier, Amsterdam, pp. 249-255.
- Moutinho-Pereira J.M., Correia, C.M., Gonçalves, B.M., et al.**, 2004, Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions, *Photosynthetica*, 42(1): 81-86.

KAYNAKLAR (devam)

- Mundree, S.G, Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Willigen, C.V., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M. and Thomson J.A.,** 2002, Physiological and molecular insights into drought tolerance, *Afr.J.Biotechnol.*,1: 23-38.
- Munné-Bosch, S. and Alegre, L.,** 2000, Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. *Planta*, 210: 925-931.
- Munnik, T., Ligterink, W., Meskiene, I., Calderini, O., Beyerly, J. et al.,** 1999, Distinct osmosensing protein kinase pathways are involved in signaling moderate and severe hyperosmotic stress. *Plant J.* 20: 381–388.
- Munnik, T., Meijer, H.J.G., Riet, B., Frank, W., Bartels, D. and Musgrave, A.,** 2000, Hyperosmotic stress stimulates phospholipase D activity and elevates the levels of phosphatidic acid and diacylglycerol pyrophosphate. *Plant J.*, 22: 147–154.
- Nagy, Z., Tuba, Z., Zsoldos, F. and Erdei, L.,** 1995, CO₂ exchange and water relation responses of sorghum and maize during water and salt stress. *J. Plant Physiol.*, 145: 539-544.

KAYNAKLAR (devam)

- Özcan S., Babaoğlu, M. ve Gürel, E.,** 2004, Bitki Biyoteknolojisi Genetik Mühendisliği ve Uygulamaları, S.Ü. Vakfı Yayınları, Konya.
- Patakas, A., Noitsakis, B. and Chouzouri, A.,** 2005, Optimization of irrigation water use in grapevines using the relationship between transpiration and plant water status. Agriculture, Ecosystems and Environment 106: 253-259.
- Patakas, A. and Noitsakis, B.,** 2001, Leaf age effects on solute accumulation in water stressed grapevines. J. Plant Physiol. 158: 63– 69.
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, P. and Noitsakis, B.,** 2002, The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought stressed grapevines. Plant Sci. 163 (2), 361–367.
- Pennycooke, J.C., Cox, S. and Stushnoff, C.,** 2005, Relationship of Cold Acclimation, Total Phenolic Content and Antioksidant Capacity With Chilling Tolerance in Petunia (*Petunia x hybridia*), Environment. and Experiment. Bot., 53: 225-232 pp.

KAYNAKLAR (devam)

- Pool, R. M. and Lakso, A. N.,** 2000, Recognizing and Responding to Drought Stress in maturing grapevines. Cornell University, Dept. Of Horticultural Sciences, NYS Agricultural Experiment Station, Geneva.
- Ramagopal, S.,** 1987, Salinity stress induced tissue specific proteins in barley seedlings. *Plant Physiol.*, 84: 324-331.
- Ramanjulu, S. and Bartels, D.,** 2002, Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Environ.*, 25: 141–151.
- Ramos, M.L.G., Gordon, A.J., Minchin, F.R., Sprent, J.I. and Parsons, R.,** 1999, Effect of water stress on nodule physiology and biochemistry of a drought tolerant cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ann. Bot.*, 83: 57–63.
- Rhodes, D., Nadloska-Orczyk, A. and Rich, P.J.,** 2002, Salinity, osmolytes and compatible solutes. In: Lauchli A., Luttge, U. (eds), *Salinity: environment-plants-molecules*. Kluwer, Boston, pp 181-204.
- Salisbury, F.B. and Ross, C.W.,** 1992, *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Co., California.

KAYNAKLAR (devam)

- Sánchez, F.J., de Andrés, E.F., Tenorio, J.L. and Ayerbe, L.,** 2004, Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. Field Crops Res., 86: 81–90.
- Sanders, D., Brownlee, C. and Harper, J.F.,** 1999, Communicating with calcium, Plant Cell 11: 691–706.
- Sergiev, I., Alexieva, V. ve Karanov, E.,** 1997, Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants. Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci., 51: 121-124.
- Sgherry, C.L.M., Pinzino C. and Navari-Izzo, F.,** 1996, Sunflower seedlings subjected to increasing water stress by water deficit: changes in O_2^- production related to the composition of thylakoid membranes. Physiol. Plant, 96: 446-452.
- Sharma, P. and Dubey R.S.,** 2005, Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. Plant Growth Regulation, 46: 209-221.
- Shen, B., Jensen, R.G. and Bohnert, H.J.,** 1997, Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplasts. Plant Physiol., 113: 1177–1183.

KAYNAKLAR (devam)

- Shewfelt, R.L. and Purvis, A.C.**, 1995, Toward a comprehensive model for lipid peroxidation in plant tissue disorders. Hort. Science, 30: 213-218.
- Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki K.**, 1997, Gene expression and signal transduction in water-stress response. Plant Physiol., 115: 327-334.
- Smirnoff, N.**, 1993, The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytol., 125: 27-58.
- Sofo, A., Tuzio, A.C., Dichio, B. and Xiloyannis, C.**, 2005, Influence of water deficit and rewatering on the components of the ascorbate-glutathione cycle in four interspecific *Prunus* hybrids. Plant Science, 169: 403-412.
- Stuhlfauth, T., Scheuermann, R. and Fock, H.P.**, 1990, Light energy dissipation under water stress conditions. Plant Physiol., 92: 1053-1061.
- Taiz, L. and Zeiger, E.**, 2008, Bitki Fizyolojisi (Çeviri Editörü İ. Türkan). Palme Yayıncılık, Ankara, s: 404-419,547.

KAYNAKLAR (devam)

- Taji, T., Ohsumi, C., Iuchi, S., Seki, M., Kasuga, M., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K.,** 2002, Important roles of drought and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*, Plant J. 29: 417–426.
- Takahashi, S., Katagiri, T., Hirayama, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K.,** 2001, Hyperosmotic stress induced a rapid and transient increase in inositol 1,4,5-trisphosphate independent of abscisic acid in *Arabidopsis* cell culture, Plant Cell Physiol., 42: 214–222.
- Tambussi, E.A., Bartoli, C.G, Beltrano, J., Guiamet, J.J. and Araus, J.L.,** 2000, Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum*), Physiol. Plant., 108: 398-404.
- Tambussi, E.A., Bartoli, C.G., Beltrano J. and Araus, J.L.,** 2004, Oxidative stress and photodamage at low temperatures in soybean (*Glycine max* L. Merr) leaves. Plant Science, 167: 19-26 pp.
- Tarin, J.J., Brincs, J. and Cano, A.,** 1998, Serbest radikaller, antioksidantlar ve infertilite ile klinik ilişkiler, Hum.Reprod., 13(9): 2371-6.

KAYNAKLAR (devam)

- Thakur, P.S. and Thakur, A.,** 1987, Protease activity in response to water stress in two differentially sensitive *Zea mays* L. cultivars. Plant Physiol. Biochem. 14: 36-40.
- Turfan, N.,** 2005, Bazı Asma (*Vitis vinifera* L.) Çeşitleri Üzerinde Düşük Sıcaklıkların Büyüme ve Gelişme Üzerine Etkileri. Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi.
- Türkeş, M.,** 1998, Influence of geopotential heights, cyclone frequency and southern oscillation on rainfall variations in Turkey. Int. J. Climatol., 18: 649-680.
- Türkeş, M.,** 1998, İklimsel Değişebilirlik Açısından Türkiye’de Çölleşmeye Eğilimli Alanlar. DMİ/İTÜ II. Hidrometeoroloji Sempozyumu Bildiri Kitabı, 45-57, Devlet Meteoroloji İşleri Genel Müdürlüğü, Ankara.
- Türkeş, M.,** 1999, Vulnerability of Turkey to desertification with respect to precipitation and aridity conditions. Tr. J. of Engineering and Environmental Science, 23: 363-380.
- UNCCD.,**1995, The United nations convention to combat desertification in those countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa, Text with Annexes, United Nations Environment Programme (UNEP), Geneva.

KAYNAKLAR (devam)

- Uno, Y., Furihata, T., Abe, H., Yoshida, R., Shinozaki, K. and Yamaguchi Shinozaki K.,** 2000, *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 97: 11632–11637.
- Valentovič, P., Luxová, M., Kolarovič, L. and Gašpariková, O.,** 2006, Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars, Plant Soil Environ., (4): 186-191
- Vincent, D., Ergül, A., Bohlman, M.C., Tattersall, E.A.R., Tillett, R.L. et al.,** 2007, Proteomic analysis reveals differences between *Vitis Vinifera* L. cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon and their responses to water deficit and salinity. Experimental Botany, 58 (7): 1873-1892.
- Vivier, M.A. and Pretorius, S.I.,** 2002, Genetically tailored grapevines for the wine industry. Trends in Biotechnology, 20 (11): 472-478.
- Wang, H.L., Lee, P.D., Chen, W.L., Huang, D.J. and Su, J.C.,** 2000, Osmotic stress-induced changes of sucrose metabolism in cultured sweet potato cells. J. Exp. Bot., 51: 1991-1999.

KAYNAKLAR (devam)

- Wilkinson, S. and Davies, W.J.**, 2002, ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants, *Plant Cell Environ.* 25: 195–210.
- Wise, R.R.**, 1995, Chilling enhanced photooxidation: The production, action and study of reactive oxygen species produced during chilling in the light. *Photosyn. Res.*, 45: 79-97.
- Wisemann, H. and Halliwell, B.**, 1996, Damage to DNA by reactive oxygen and nitrogen species: Role in inflammatory disease and progression to cancer, *Biochem. J.*, 313: 17-29.
- Witham, F.H., Blaydes, D.F. ve Devlin, R.M.**, 1971, Experiments in plant physiology. Van Nostrand Reinhold Com. New York, pp. 55–56.
- Wu, Y., Kuzma, J., Marechal, E., Graev, R., H.C. Lee, et al.**, 1997, Absciscic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants. *Science* 278: 2126–2130.
- Xiong, L., Ishitani, M., Lee, H. and Zhu, J.K.**, 2001, The Arabidopsis LOS5/ ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression. *Plant Cell* 13: 2063–2083.

KAYNAKLAR (devam)

- Yamada, M., Morishita, H., Urano, K., Shiozaki, N. et al., 2005,** Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. J. Exp. Botany, 417: 1975-1981.
- Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowlus, R.D. and Somero, G.N., 1982,** Living with water stress: evolution of osmolyte systems. Science 217: 1214–1222.
- Yıldız-Aktaş, L. and Güven, A., 2007,** The appearance of systemic acquired resistance components in SA-treated or naturally infected *Vitis* plants by *Uncinula necator*. Pak. J. Bot., 39: 183-191.
- Yılmaz, S. ve Bahçecioğlu, İ.H., 2000,** Karbontetraklorür ile siroz oluşturmuş ratlarda lipid peroksidasyonu, antioksidant enzim ve pirüvat kinaz aktiviteleri. Turk J. Vet Anim. Sci, 24:25-28.
- Zhang, J.X. and Kirkham, M.B., 1996,** Enzymatic responses of the ascorbate glutathione cycle to drought in Sorghum and sunflower plants. Plant Sci.,113: 139-147.
- Zhu, J.K., 2002,** Salt and drought stress signal transduction in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 53: 247–273.

ÖZGEÇMİŞ

Yasemin YAĞMUR, 15.02.1983 tarihinde Iğdır’da doğdu. İlk, orta ve lise eğitimini İzmir’de tamamladı. 2001 yılında Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümüne başladı ve 2005 yılında mezun oldu. Aynı yıl Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı, Botanik Bilim Dalında Yüksek Lisans eğitimine başladı. Halen Yüksek Lisans tez aşamasında öğrenimine devam etmektedir.