



Asmalarda Kuraklık ve Tuz Stresi*

Zehra Babalık^{1**}, Nilgün Göktürk Baydar²

¹ Isparta Uygulamalı Bilimler Üniversitesi, Atabey Meslek Yüksekokulu, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, Isparta, Türkiye (ORCID: 0000-0002-1784-4563), zehrababalik@isparta.edu.tr

² Isparta Uygulamalı Bilimler Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü, Isparta, Türkiye (ORCID: 0000-0002-5482-350X), nilgungbaydar@isparta.edu.tr

(İlk Geliş Tarihi 24 Ağustos 2020 ve Kabul Tarihi 14 Ocak 2021)

(DOI: 10.31590/ejosat.784997)

ATIF/REFERENCE: Babalık, Z. & Göktürk Baydar, N. (2021). Asmalarda Kuraklık ve Tuz Stresi. *Avrupa Bilim ve Teknoloji Dergisi*, (21), 358-368.

Öz

Asma (*Vitis vinifera* L.) dünyada ekonomik öneme sahip olan çok yıllık bahçe bitkilerinden biri olup, diğer birçok bitki türü ile kıyaslandığında, kuraklığa karşı dayanıklı ancak tuzluluğa karşı ise oldukça hassas olduğu bilinmektedir. Bağların büyük bölümü büyüme sezonunda mevsimsel kuraklığın yoğun olarak ortaya çıktığı bölgelerde kurulmuştur. Bu bölgelerde toprağın su tutma kapasitesinin düşük olması ve evapotranspirasyonun yüksek olmasından dolayı asmalar sık sık kuraklık ve dolayısıyla tuz stresine maruz kalmaktadırlar. Asmalar kuraklık stresine, strete kalma süresine bağlı olarak dayanım göstermektedir. Tuz toleransı ise karmaşık fizyolojik ve çok genle kontrol edilebilen bir özelliktir. Asmadaki tuz toleransı, toksik iyonların kök seviyesinde etkili bir şekilde tutulması ve daha kesin olarak, ksilem yoluyla hava kısımlarına doğru taşınmalarının kısıtlanması ile ilgilidir. Bu derleme, asmanın kuraklık ve tuz stresini göstermiş olduğu fizyolojik ve biyokimyasal değişimlerin belirlenmesi üzerine yapılan çalışmalarını sentezlemektedir.

Anahtar Kelimeler: Asma, Fizyolojik özellikler, Biyokimyasal özellikler, Kuraklık, Tuz stresini.

Drought and Salt Stress in Grapevines

Abstract

Grapevine (*Vitis vinifera* L.) is one of the most economically important fruit crops worldwide and compared to many other plant species, it is known to be resistant to drought but highly sensitive to salinity. Most of the vineyards are established in regions where seasonal drought occurs intensely during the growing season. In these regions, the vines are frequently exposed to drought and therefore salt stress due to the low water capacity of the soil and high evapotranspiration. Grapevines show resistance to drought stress depending on the duration of stress. Salt tolerance is a complex physiological and multigenic trait. Salt tolerance in grapevine is related to efficient sequestration of the toxic ions at the root level and, more precisely, to the restriction of their transport towards the aerial parts through the xylem. This review synthesizes the studies on the determination of the physiological and biochemical changes that the grapevine has shown under drought and salt stress.

Keywords: Grapevine, Physiological characteristics, Biochemical characteristics, Drought, Salt stress.

*Bu çalışma ikinci yazarın danışmanlığında birinci yazarın doktora tezinden üretilmiştir.

**Sorumlu Yazar: Isparta Uygulamalı Bilimler Üniversitesi, Atabey Meslek Yüksekokulu, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, Isparta, Türkiye, ORCID: 0000-0002-1784-4563, zehrababalik@isparta.edu.tr

1. Giriş

Artan dünya nüfusuna paralel olarak çeşitli stres faktörleri nedeniyle azalan tarım alanları ve ürün verimliliği, insanoğlunun şimdi olmasa bile ileriki yıllarda ciddi bir beslenme sorunu ile karşı karşıya kalacağını göstermektedir. Küreselleşen dünyada bilimsel çalışmalar ve teknolojik gelişmeler bitkilerin özellikle su kullanım etkinliklerini arttırmaya cevap verebilmek için çaba harcamaktadır. Dünyada su kaynaklarının %70'e yakın bir bölümü tarımda kullanılmaktadır. Türkiye'de ise 2008 yılı verilerine göre yıllık toplam su tüketiminin; %74'ü tarımsal sulamada, %13'ü içme ve evsel kullanımda ve %13'ü sanayide kullanılmaktadır (Anonim, 2020). Mevcut koşullarda en fazla suyu tarım sektörünün kullandığı görülmektedir. Ancak gelecekte dünya nüfusundaki artış ile bu oranda da değişimler olacağı ve tarımdan sanayi ve yerleşim birimlerindeki içme ve kullanma suyuna doğru artış göstereceği beklenmektedir (Önder vd., 2005). Buna karşılık yağışların yıldan yıla azalması da, tarımda sulama için gerekli olan su miktarının giderek artmasıyla sektörler arasında rekabete neden olmaktadır. 2011 yılı sonu itibarıyla ülkemizde 8.5 milyon hektar alanın 5.61 milyon hektarı sulamaya açılmıştır (Tipi vd., 2017). Sulanan alanlarda ortaya çıkan artışa rağmen su kaynaklarının sınırlı olması, su ve toprak kaynaklarının en ekonomik ve en verimli şekilde kullanılması zorunluluğunu ortaya çıkarmıştır (Saruhan vd., 2008).

Son yıllarda küresel iklim değişikliği nedeniyle ortaya çıkan ısınma, dünyada olduğu gibi ülkemizde de hem su kaynaklarının azalmasına hem de toprak tuzlaşmasına neden olmaktadır. Özellikle ülkemizin de içinde bulunduğu kurak ve yarı kurak iklim bölgelerinde düzensiz ve yetersiz yağıştan dolayı suda eriyebilir tuzlar uzaklara taşınmamakta, tuzlu taban suları, kontrolsüz ve gelişigüzel yapılan sulama ile yükselmektedir. Evaporasyonun yüksek olması nedeniyle de sular, toprak yüzeyinden kaybolurken, beraberinde taşıdıkları tuzları toprak yüzeyine veya yüzeye yakın kısımlara bırakmaktadır (Saruhan vd., 2008; Gong vd., 2010). Tüm bu olaylar sonucunda tuzluluk ve kuraklık birbirine bağlı ve birbirini destekler şekilde ortaya çıkmaktadır. Bitkilerin tuz ve su stresine karşı göstermiş oldukları tepkiler çevre faktörleri ve özellikle de genotipik özelliklerden etkilenmektedir. Nitekim, bazı bitki tür ve çeşitleri stres faktörlerinden çok az etkilenirken, bazıları ise ölümcül biçimde zarara uğramaktadırlar (Alexieva vd., 2003; Tattersall vd., 2007).

Asma dünyada ekonomik öneme sahip olan çok yıllık bahçe bitkilerinden biri olup, diğer birçok bitki türü ile kıyaslandığında, susuzluğa karşı dayanıklı (Cramer vd., 2007; Vincent vd., 2007; Deluc vd., 2009; Cramer, 2010) ancak tuzluluğa karşı ise oldukça hassas (Shai ve Ben Gal, 2005; Ben Asher vd., 2006, Vincent vd., 2007; Upreti ve Murti, 2010) olduğu görülmektedir. Bağların büyük bölümünün büyüme sezonunda mevsimsel kuraklığın yoğun olarak ortaya çıktığı bölgelerde kurulmuş olması, özellikle bu bölgelerde toprağın su kapasitesinin düşük olması ve evapotranspirasyonun yüksek olması gibi nedenlerle asmaların sık sık kuraklık ve tuz stresine maruz kalmasına neden olmakta bu da asmalarda verim ve kalite kaybı gibi sorunlara yol açmaktadır (Cifre vd., 2005; Patakas vd., 2005; Flexas vd., 2010).

2. Bitkilerde Stres

Bitkiler yaşadıkları doğal ortamlarda birçok olumsuz durum ve maddelere maruz kalabilmektedirler (Jellouli vd., 2008). İşte bitkilerde metabolizmayı, büyüme ve gelişmeyi etkileyen bu

uygun olmayan durum veya maddeler stres olarak tanımlanmaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005). Bitkiler doğada abiyotik (soğuk, sıcaklık, tuzluluk, kuraklık, su taşkını, radyasyon, oksidatif stres vb.) ve biyotik (patojenler, böcekler, yabancı otlar, hastalıklar) stres faktörlerine maruz kalmakta ve çeşitli antropojenik aktivitelerle de bu stres faktörlerinin etkinliği daha da artmaktadır. Tüm bu stres faktörleri bitkilerin tam genetik kapasitelerine ulaşmasını engellemekte ve ürün verimliliğini sınırlandırmaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005). Dünyadaki ürün kaybının başlıca nedeni abiyotik stres faktörlerinden kaynaklanmakta ve önemli tarımsal ürünlerin üretimini %50'ye varan oranlarda azaltarak tarım endüstrisinin geleceğini tehdit etmektedir (Mahajan ve Tuteja, 2005; Kaçar vd., 2009). Stres faktörleri stres süresince bitkilerde birbirini izleyen farklı fazların meydana gelmesine neden olmaktadır. Bitkiler herhangi bir stres faktörü ile karşılaştığı zaman ilk olarak normal yaşamsal etkinlikleri için gereksinim duydukları yapısal ve fonksiyonel koşullarda sapmalar meydana gelmektedir (tepki fazı). Bu stres faktörlerinin yoğunluğunun değişmeden kalması durumunda protein veya koruyucu maddelerin sentezi gibi tamir olaylarının gerçekleştiği onarım fazı (dayanıklılık aşaması) bitkilerde hızla başlatılmakta böylece devam eden stres koşulları altında kuvvetlenmenin arttığı bir dayanıklılık fazına geçiş sağlanmaktadır (Şekil 1). Ancak stres döneminin çok uzun sürmesi veya stres faktörünün yoğunluğunun artması halinde bitiş fazı (tükenme dönemi) ortaya çıkmaktadır. Tolerans limitlerinin azaldığı, adaptasyon kapasitesinin aşırı yükseldiği bu fazda, kalıcı zararlar ve hatta ölüm meydana gelebilmektedir. Dördüncü bir faz olarak da zararın çok yüksek olmadığı durumlarda stres faktörleri uzaklaştırıldığında rejenerasyon fazı ortaya çıkmaktadır. Bu fazda bitkilerde fizyolojik fonksiyonların kısmi veya tam rejenerasyonu gerçekleştirilip zararlar tamir edilebilmektedir (Gürel ve Avcioglu, 2001).



Şekil 1. Bitkilerde stresle meydana gelen fazlar (Lichtenthaler, 1998)

Doğada stres genellikle tek başına meydana gelmemekte, etkisini bir diğer stres faktörüyle birlikte göstermektedir (Mahajan ve Tuteja, 2005). Stres faktörlerinin birlikte etki göstermesi, bitkinin tek bir stres faktörüne olan tepkisini kuvvetlendirebilmekte, zayıflatabilmekte, erteleyebilmekte veya tersine çevirebilmektedir. Ancak çoğunlukla bu etkinin arttığı görülmektedir. Ortaya çıkan birinci stres faktörü, organizmayı ikinci bir strese karşı hazırlamakta, böylece bitki, ikinci strese daha kolay ve çabuk cevap vermektedir. Bu durum çapraz korunma olarak ifade edilmektedir (Gürel ve Avcioglu, 2001; Alexieva vd., 2003; Mahajan ve Tuteja, 2005). Bitkilerin stres faktörlerine dayanımı iki şekilde meydana gelmektedir. Bitkiler stresin etkisini ya stres oluşturmadan azaltma (kaçınma) ya da koruyucu mekanizmalarını çalıştırarak stresin olumsuz etkilerini azaltmaya (tolerans) çalışmaktadırlar (Kaçar vd., 2009). Bitkiler stres faktörlerine karşı farklı tepkiler göstermekte, bu tepkiler fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişiklikleri içermektedir

(Sairam ve Tyagi, 2004; Jellouli vd., 2008; Kök, 2007; Farshadfar vd., 2008). Bitkilerin stres faktörlerine karşı göstermiş oldukları tepkiler genotipe, yaşa, adaptasyon derecesine, toprak tipine, iklime ve mevsimsel aktiviteye bağlı olarak farklılık göstermektedir (Eriş vd., 1998; Patakas ve Noitsakis, 2001; Sinclair ve Hoffmann, 2003; Müftüoğlu vd., 2006; Dardeniz vd., 2006).

2.1. Asmalarda Kuraklık Stresi

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 (UNCCD, 1995). Yani toprağın su içeriği ile bitki gelişiminde gözle görülür azalmaya neden olacak kadar uzun süren yağışsız dönem kuraklık olarak tanımlanmaktadır. Yağışsız dönemin kuraklık oluşturması; toprağın su tutma kapasitesi ve evapotranspirasyon hızına bağlı olarak gerçekleşmektedir. Kuraklık stresi birdenbire oluşmamakta yavaşça gelişerek artış göstermektedir (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Bu nedenle stresin süresi, kuraklık stresinde önemli bir role sahiptir (Munns, 2002; Grimplet vd., 2007; Deluc vd., 2009). Kuraklığın, vejetasyonun global coğrafik dağılımını belirlemesi ve tarımda ürün kazançlarını kısıtlaması yönüyle etkili bir faktör olduğu düşünülmektedir (Flexas vd., 1999). Bu durumda, kuraklık stresi büyümeyi, gelişmeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olup bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevapların ortaya çıkmasına neden olmaktadır (Jellouli vd., 2008; Farshadfar vd., 2008).

Kuraklık genel olarak ağır (ivegen, akut) kuraklık, sürekli (kronik) kuraklık ve fizyolojik kuraklık olmak üzere üçe ayrılmaktadır. Bitkilerde akut kuraklığa sıcaklıktaki artış ya da nemde hızlı bir düşüş neden olurken, kronik kuraklığa ise topraktaki taban suyunun düşmesi neden olmaktadır. Toprakta yeterli su bulunmasına rağmen, çeşitli nedenlerle bitkinin bu sudan yararlanamaması durumunda ise fizyolojik kuraklık ortaya çıkmaktadır (Eriş, 1990).

Kültürü milattan önce 6000-5000 yıllarına dayanan bağıcılık ilk olarak Kafkasya ve Anadolu da kültüre alınmaya başlanmıştır. Bugün bu bölgelerin düşük yaz yağmurları alan ve kurak periyotları çok olan bölgeler olduğu bilinmektedir. Günümüzde de bağların büyük bir bölümü, yüksek sıcaklıkla birlikte toprak ve havanın nisbi neminde azalmalara yol açan, ürün kalite ve veriminde de büyük ölçüde sınırlamalara neden olan mevsimsel kuraklığın görüldüğü bölgelerde yerleşmiştir (Chaves vd., 2007; Cramer vd., 2007; Flexas vd., 2010). Bu bölgelerde toprağın su kapasitesinin düşük olması ve evapotranspirasyonun yüksek olmasından dolayı asmalar sık sık kuraklık stresine maruz kalmaktadırlar (Patakas ve Noitsakis, 2001; Patakas vd., 2005; Toumi vd., 2008). Ortaya çıkan stres sonucunda asma da fotosentez, vejetatif ve generatif gelişme ile verim azalmaktadır (Patakas vd., 2002; Cifre vd., 2005; Bertamini vd., 2007). Genel olarak su tutma kapasitesi yeterli derin topraklarda bağ kurulduğunda, asmalar şiddetli su eksikliğinde yaşamlarını sağlayacak metrelerce derinlikte kök sistemi üretebilmektedirler. Asmalar su stresine, strese kalma süresine bağlı olarak dayanım göstermekte, özellikle çiçeklenme boyunca ve çiçeklenmeden hemen sonra su stresine karşı çok hassas olmaktadır. Yani kuraklık stresinin ürün üzerinde etkisi kuraklığın süresine ve şiddetine bağlı olarak değişmektedir. Özellikle asmalar çiçeklenmeden sonraki yaklaşık 4 haftalık bir dönemde susuzluğa karşı çok hassastır. Bu nedenle tomurcuk patlamasıyla çiçeklenme veya çiçeklenme ile ben düşmeden hemen önce susuzluğun

meydana gelmesi tane ağırlığında önemli derecede düşüslere sebep olmaktadır (Grimplet vd., 2007; Deluc vd., 2009; Chaves vd., 2010). Ben düşme öncesinde meydana gelen susuzluk sürgün gelişiminin durmasına ve tane büyüklüğünün azalmasına neden olarak olumsuz etkide bulunurken, ben düşme sonrasında oluşan su eksikliği ise tam tersine erken tane olgunlaşmasında, antosiyanın ve şeker birikiminin artmasında ve toplam asitliğin azalmasında olumlu etkilerde bulunmaktadır (Van Leeuwen vd., 2004; Cramer vd., 2007; Santesteban vd., 2011).

2.2. Asmalarda Tuz Stresi

Topraklar belirli oranlarda suda çözünebilir tuzları ihtiva etmektedirler. Bu tuzların konsantrasyonlarının fazla olması durumunda toprak tuzluluğu ortaya çıkmakta (Shrivastava ve Kumar, 2015), bu da bitkilerin tuz stresine girmesine neden olmaktadır. Tuzluluk, tarımsal alanlarda bitkisel üretimi sınırlayan önemli abiyotik stres faktörlerinin başında yer almaktadır. Tuzlulaşan topraklar ve sulama suları bitkilerin büyüme ve gelişmesini engellediği gibi kullanılabilir tarım arazileri ve su kaynaklarının azalmasına da neden olmaktadır (Sivritepe, 1995). Topraklarda tuzluluğun artması aynı zamanda kuraklığı hızlandırmakta veya tersi olarak kuraklığın etkisiyle topraklar tuzlulaşmaktadır (Koca, 2007). Dünya genelinde toplam ekili tarımın %20'sinin ve sulanan tarım arazilerinin %33'ünün yüksek tuzluluktan etkilendiği tahmin edilmektedir. Ekilebilir arazilerin %50'sinden fazlasının 2050 yılına kadar tuzlanacağı tahmin edilmektedir (Shrivastava ve Kumar, 2015). Toprakların ve suların tuzlanmasının nedeni, suda çözünebilir tuzların yeraltında, toprakta ve suda birikmesidir. Tuzlar; bitkilerin vejetasyon dönemi boyunca, evaporasyon ve transpirasyondan kalan kalıntılar şeklinde bitki bünyesinde birikebilmektedir. Yaprak ve diğer bitki kısımlarının kuruyarak yere düşmelerinden sonra da tuzlar, yağışlarla toprağa tekrar geri dönebilmektedir. Toprak tuzluluğu, topraktan oluşan evaporasyonun yıl boyunca toprağa süzülen yağış miktarından daha fazla olduğu kurak ve yarı kurak iklim bölgelerinde daha yoğun olarak karşımıza çıkmaktadır (Shafiq Ur Rahman Harris vd., 2005). Bu bölgelerde yağışların yetersiz olması suda eriyebilir tuzların uzaklara taşınmasını engellemekte, özellikle drenajın olmadığı veya yetersiz olduğu yerlerde tuzlu taban suları kılcal yükselme ile toprak yüzeyine kadar ulaşabilmektedir. Evaporasyonun yüksek olması nedeniyle sular, toprak yüzeyinden kaybolurken, beraberinde taşıdıkları tuzları da toprak yüzeyinde veya yüzeye yakın kısımlarda bırakmaktadır (Saruhan vd., 2008). Yine sulamada yapılan hatalar nedeniyle topraklar tuzdan etkilenebilir. Bunlar dışında kışın karayollarında buzlanmayı önlemek için yapılan tuzlama çalışmaları ve rakımı düşük ve denize yakın bölgelerde denizin taşması da tuzlanmaya neden olan diğer faktörler arasında sayılabilmektedir (Sivritepe, 1995; El-Swaify, 2000). Toprakta ve sulama suyunda biriken ve stres oluşturan tuzlar genellikle, klorürler (NaCl, CaCl₂, MgCl₂), sülfatlar (Na₂SO₄, MgSO₄), nitratlar (NaNO₃, KNO₃), karbonatlar (Na₂CO₃, NaHCO₃) ve boratlardır. Sodyum klorür (NaCl) ise en fazla rastlanan, çözünürlüğü çok yüksek olmasından dolayı da toksik etkisi en fazla olan tuzdur. Bu nedenle bitkilerde görülen tuz stresi çoğu kez sodyum (Na⁺) tuzlarından, özellikle de NaCl tuzundan kaynaklanmaktadır (Sivritepe, 1995; El-Swaify, 2000; Walker vd., 2004; Grimplet vd., 2007; Ben Ahmed vd., 2008). Na⁺ kökler tarafından tutunabildiğinden dolayı, yapraklarda klor (Cl⁻) birikimi, Na⁺ birikiminden daha büyük problemlere yol açmakta (Tester ve Davenport, 2003) hatta 200 mM üzerindeki Cl⁻ konsantrasyonları geri dönüşümsüz fizyolojik zararlanmalara neden olmaktadır (Grimplet vd., 2007). Bu

nedenlerden dolayı Walker vd. (2004) ve Walker vd. (2010) asmanın Cl^- toksitesine Na^+ 'dan daha hassas olduğunu belirtmişlerdir. Asmanın Cl^- 'a karşı daha hassas olmasının nedeni Cl^- 'un metabolik olarak daha toksik olmasından değil, sadece Na^+ 'un birikiminden daha iyi kaçınabildiklerinden kaynaklanmaktadır (Munns ve Tester, 2008).

Bitkilerin tuzluluğa karşı göstermiş oldukları tepkiler farklılık göstermektedir. Bazı bitkiler tuzluluğa karşı daha hassas iken (glikofitler), bazı bitkiler daha dayanıklıdır (halofitler) (Sairam ve Tyagi, 2004; Dajic, 2006). Asma ise tuzluluğa karşı hassas olan bitkiler grubuna girmektedir (Walker vd., 2002; Shai ve Ben Gal, 2005; Ben Asher vd., 2006; Vincent vd., 2007; Grimplet vd., 2007; Sivritepe vd., 2010; Upreti ve Murti, 2010). Asmalardaki tuz stresi çok farklı şekillerde ortaya çıkmakla birlikte, genel olarak su stresine bağlı ve su stresi ile birbirini destekler şekilde ortaya çıkmaktadır. Tuz toksitesinin ilk belirtileri yaşlı yaprakların uçlarından başlayıp yaprak ayasına ve sapına doğru ilerleyen ve daha sonra nekrozlara dönüşen klorozlardır (Dardeniz vd., 2006; Müftüoğlu vd., 2006). Tuz stresine maruz kalan bitkilerde ortaya çıkan nekrozların oksijen radikallerince gerçekleştirilen lipid tahribatından, klorozun ise oksijen radikallerinin klorofil parçalamasından kaynaklandığı belirtilmiştir (Gossett vd., 1994; Streb ve Feierabend, 1996). Yine tuz toksitesinin asmalarda gösterdiği en önemli zarar büyüme ve gelişmenin engellenmesidir. Tuz stresi bitki büyümesini iki şekilde sınırlandırmaktadır. Bunlardan ilki bitkinin su alımını sınırlandırarak ozmotik veya kuraklık stresi oluşturmaktadır. İkincisi ise, aşırı Na^+ ve Cl^- alımına bağlı olarak iyon toksitesi yaratmasıdır (Zhu, 2001; Munns, 2002; Sinclair ve Hoffmann, 2003; Sairam ve Tyagi, 2004; Cramer vd., 2007; Alizadeh vd., 2010; Sivritepe vd., 2010). Aslında tuz ve su stresleri arasında ayırt edilmesi güç bir ilişki vardır. Topraktaki optimum su içeriği besin elementi çözünürlüğünü ve difüzyonunu etkileyerek kök bölgesindeki besin elementi yarayışlılığını sınırlandırmakta ve dolayısıyla bitki üzerinde tuzluluğun etkisini şiddetlendirmektedir (Paranychianakis ve Angelakis, 2008). Topraktaki tuz seviyesinin artışı ile suyun ozmotik potansiyeli düşmekte bu da bitkiyi ikincil bir strese, yani fizyolojik kuraklık stresine maruz bırakmaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005; Ben Ahmed vd., 2008). Bu nedenle tuz stresinden kaynaklanan iyon toksitesi birincil stres, kuraklık stresi ile ilgili olan etkileri ise ikincil stres olarak tanımlanmaktadır.

2.3. Tuz ve Su Stresinin Asmalarda Genotipler Üzerine Etkisi

Strese olan tolerans bakımından familya, cins ve türler arasında farklılıklar bulunabildiği gibi, aynı türe ait çeşitler arasında da farklılıkların bulunduğu bilinmektedir (Müftüoğlu vd., 2006; Dardeniz vd., 2006). Asma çeşitleri arasında su kullanım etkinliği bakımından oldukça büyük farklılıklar bulunmaktadır. Bu farklılıklar büyük ölçüde su eksikliğine karşı yanıt olarak stoma iletkenliğindeki varyasyondan kaynaklanabildiği gibi (Bota vd., 2001; Soar vd., 2006), genotiplerin kök hidrolik iletimindeki ve su kanal porlarındaki farklılıklardan da kaynaklanabilmektedir (Vandeleur vd., 2008). Tuza dayanıklı çeşitlerde, Na^+ ve Cl^- 'un yaşlı yapraklardan genç yapraklara taşınımı engellenmektedir. Bu sayede yaşlı yaprakların Na^+ konsantrasyonu genç yapraklara göre daha düşük olurken, potasyum (K^+) konsantrasyonlarında ise tersine bir durum söz konusu olmakta ve bu şekilde ozmotik basınç artırılarak tuzluluğa tolerans sağlanmaktadır (Güneş vd., 2003). Tuza dayanıklı olan çeşitlerin tuzlu ortamlarda büyüme oranlarını diğer

çeşitlere göre daha iyi koruyabildikleri ve klorofil noksanlığı gibi metabolik bozukluklardan sakınabildikleri bildirilmiştir. Ayrıca kökleri ile daha az Na^+ alıp, bunu yapraklarından uzak tutabilen dolayısıyla iyon dengelerini koruyabilen çeşitlerin tuza daha dayanıklı olduklarını tespit edilmiştir (Sivritepe ve Eriş, 1999). Lovisolo vd. (2008) *V. berlandieri* x *V. rupestris* (140 Ru, 775 P, 1103 P) ve *V. berlandieri* x *V. riparia* (SO4, 157.11, 420 A, Kober 5 BB) melezleri anaçlara su stresi uyguladıklarında topraktan su alımının ve dolayısıyla da sürgün ve kök gelişiminin *V. berlandieri* x *V. rupestris* melezlerinde daha iyi olduğunu tespit etmişlerdir. Nitekim Cuneo vd. (2021) çalışmalarında, kök ucu uzama oranlarının kuraklığa dayanıklı anaç olan 110 R'de yeniden sulamadan sonra hızlı toparlanma gösterirken, kuraklığa duyarlı anaç olan 101-14 Mgt'de bu oranın düşmeye devam ettiğini bildirmişlerdir.

2.4. Tuz ve Su Stresinin Asmalarda Fizyolojik Değişimler Üzerine Etkileri

Asmalar kuraklık stresine ilk olarak stomalarını kapatarak cevap vermektedirler (Cifre vd., 2005). Stomada bulunan bekçi hücrelerdeki su alımı veya kaybı turgorun değişmesine neden olarak stomaların açılma-kapanma mekanizmasına etki etmektedir (Kaçar vd., 2009). Stomaların kapanması hidropasif ve hidroaktif kapanma olmak üzere iki şekilde meydana gelmektedir. Bekçi hücrelerin direkt olarak çok hızlı su kaybetmesi stomaların hidropasif kapanmasına neden olur ki burada herhangi bir metabolik olay söz konusu değildir. Hidroaktif kapanma ise metabolik olayların ve iyonların etkisi altında gerçekleşmektedir. Yapılan çalışmalarda stomaların kapanmasıyla absisik asit (ABA)'ın direkt ilişkili olduğu ortaya konmuştur (Cifre vd., 2005; Mahajan ve Tuteja, 2005). Köklerde sentezlenen ABA herhangi bir kuraklık durumunda ksilemdeki pH artışıyla birlikte sürgünlere taşınmakta ve oradan da yapraklara ulaşmaktadır (Borel ve Simonneau, 2002; Beis vd., 2009; Cramer, 2010). ABA bekçi hücrelerinden K^+ iyonlarının akışını sağlayarak, iyon konsantrasyonunu azaltmakta ve suda çözünmeyen nişasta oluşmaktadır. Böylece ozmotik basıncı azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanmaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005; Çırak ve Esenal, 2006). Yine benzer şekilde tuz stresi altında ortamda Na^+ ve Cl^- iyonlarının çok fazla birikmesi K^+ iyonlarının azalmasına neden olarak stomaların kapanmasına etki etmektedir (Mansour vd., 2003). Stres durumunda stomaların kapanması su buharı iletiminin azalmasına neden olarak transpirasyonu yavaşlatmaktadır (Tezara vd., 1999). Sivritepe (2000), Müşküle ve Sultani Çekirdeksiz üzüm çeşitlerinde tuz stresinin stoma iletkenliği ve transpirasyonun önemli derecede etkilendiğini, Çavuş çeşidinde ise kontrollü bir azalma ile bu fizyolojik aktivitelerin devam ettiğini bildirmiştir. Tuzluluğun artmasıyla birlikte Müşküle üzüm çeşidinde yaprak oransal su kapsamının azaldığı, turgor kaybının ise arttığı ancak Çavuş çeşidinde yaprak oransal su kapsamı ve turgorun korunduğu dolayısıyla diğer çeşitlere kıyasla tuza daha dayanıklı olduğu sonucuna varılmıştır.

Kuraklık ve tuz stresi altındaki bitkilerin klorofil miktarı azalmakta ve net fotosentez büyük oranda engellenmektedir (Dajic, 2006; Bertamini vd., 2007). Bir bitkinin fotosentez aktivitesi, o bitkideki toplam yaprak alanı ile doğru orantılıdır. Bitkiler kuraklık stresine cevap olarak yaprak alanlarını azaltmakta buda fotosentezin yavaşlamasına neden olmaktadır. Kuraklık ve tuz stresi altında bitkilerin fotosentez aktivitesi stomaların kapanması, enzim aktivitesinin azalması ve klorofil yetersizliği gibi nedenlerden dolayı engellenmektedir. Artan stres koşullarında stomaların kapanması havadan karbondioksit alımını

engelleyerek difüzyonu kısıtlamakta bu da fotosentezin azalmasına neden olmaktadır (Bota vd., 2004; Bertamini vd., 2007). Nitekim asmalarda tuz stresinin stoma hareketleri üzerine etkilerini incelemek amacıyla bir çalışma gerçekleştiren Downton vd. (1990), tuz konsantrasyonunun artmasıyla birlikte hücrelerde karbondioksit (CO₂) basıncının, buna bağlı olarak fotosentezin ve stoma hareketinin azaldığını tespit etmişlerdir. Bir diğer fotosentezin etkinliğini azaltan faktör stresin artmasıyla fotosentez süresince CO₂'i fiske etmek için kullanılan ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz (Rubisco) enziminin aktivitesinin azalmasıdır (Bota vd., 2004; Mahajan ve Tuteja, 2005; Dajic, 2006; Yokota vd., 2006; Flexas vd., 2010). Bu enzimin aktivitesinin azalmasıyla CO₂ fiksasyonu sekteye uğramakta ve CO₂ fiksasyonunda kullanılmayan elektronlar ile absorbe edilen ışık enerjisi oksijen (O₂)'nin aktivasyonunda kullanılarak dokularda reaktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olmaktadır (Peltzer vd., 2002). Bitkilerde artan düzeylerde sentezlenen bu reaktif oksijen türleri hücrelere zarar vermekte, özellikle yavaşlama sürecine giren fotosentezin etkinliğini daha da sınırlandırmaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005). Kök bölgesinde aşırı NaCl yoğunluğu, Na⁺'un yapraklarda birikimine neden olarak klorofil moleküllerinin magnezyum iyonları ile yer değiştirmesine ve klorofillerin yapısının bozulmasını sağlayarak klorozun ortaya çıkmasına neden olmaktadır (Avcıoğlu vd., 2003). Artan kuraklık ve tuz stresinde klorofil sentezi için gerekli olan enzimler işlevlerini sürdürememekte ve sonucunda klorofil biyosentezi gerçekleştirilemediğinden, klorofil yetersizliği nedeniyle fotosentezde ihtiyaç duyulan ışık enerjisi sağlanamamakta ve fotosentez oranı azalmaktadır (Al Absi, 2005; Bertamini vd., 2006; Dajic, 2006).

Bitkilerde fotosentezin yavaşlamasıyla birlikte, fotosentez ürünlerinin büyük bölümü kök gelişimi için köklere taşınmaktadır. Bu olay köklerin ozmotik basınçlarının artmasına neden olarak su emme güçlerini yükseltmektedir. Böylece kök gelişimi hızlanarak kökün gövdeye oranı artmakta (Öztürk ve Seçmen, 1992) ve sürgün gelişimi zayıflamaktadır (Sinclair ve Hoffmann, 2003; Mahajan ve Tuteja, 2005; Cramer vd., 2007; Grimplet vd., 2007; Munns ve Tester, 2008). Sürgün büyümesinde meydana gelen değişiklik su eksikliğinin gözlemlenebilir en hassas belirtisi olmakla birlikte çoğu zaman yaprak su potansiyelindeki değişikliklerden bile önce ortaya çıkabilmektedir (Pavlousek, 2011). Nitekim asmalarda kuraklığın ve tuzluluğun artmasıyla birlikte tüm vejetatif parametrelerde düşme olduğu bildirilmiştir (Paranychianakis vd., 2004; Müftüoğlu vd., 2006; Cramer vd., 2007).

Toprak tuzluluğundaki ani bir artış ve meydana gelen su eksikliği yaprak hücrelerinde su kaybına neden olmaktadır (Munns ve Tester, 2008). Bitkilerin su içeriği azaldıkça hücreler büzülerek hücre çeperleri gevşemektedir. Yaprak yüzey genişliği büyük ölçüde hücre genişlemesine bağlı olduğundan, su stresinin erken dönemlerinde hücre genişlemesinin engellenmesi yaprak yüzey genişlemesini yavaşlatmakta ve sonucunda transpirasyonla meydana gelen su kaybı azalmaktadır. Böylece topraktaki kısıtlı miktardaki suyun uzun bir süre etkili bir şekilde korunması sağlanmaktadır (Taiz ve Zeiger, 2008). Bitkiler su kaybını azaltabilmek için yapraklarını dökmek suretiyle de yaprak sayılarını ve toplam yaprak alanlarını azaltmaya çalışmaktadırlar (Gómez-del-Campo vd., 2002; Mahajan ve Tuteja, 2005). Kısa süreli kuraklık bile fotosentezin azalmasıyla ilişkili olarak yaprak büyümesini yavaşlatabilmektedir (Sinclair ve Hoffmann, 2003). Munns ve Tester (2008) ve Cramer (2010)'in belirttiklerine göre yaprak büyümesinin sınırlandırılmasında ABA da etkili

olmaktadır. Ben Asher vd. (2006) çalışmalarında, Cabernet Sauvignon üzüm çeşidine farklı konsantrasyonlarda tuz uygulamışlar ve sonucunda artan tuzluluk seviyesinde yaprak yeşil alan indeksinde %40'a varan azalma saptamışlardır. Buradan da yaprak alanına bağlı olarak fotosentez oranının etkileneceğine ve dolayısıyla da toplam verimin bundan etkileneceği sonucuna varmışlardır.

2.5. Tuz ve Su Stresinin Asmalarda Biyokimyasal Değişimler Üzerine Etkileri

Stres altındaki bitkiler, strese karşı toleranslarını artırabilmek için hücrelerinde ozmolitler veya ozmotik koruyucular diye de adlandırılan düşük molekül ağırlıklı moleküllerin konsantrasyonlarını artırmak suretiyle ozmotik potansiyellerini düzenlemeye çalışmaktadırlar (Sairam ve Tyagi, 2004; Yokota vd., 2006; Ben Ahmed vd., 2008; Taiz ve Zeiger, 2008). Bu ozmolitler azotlu bileşikler (alanin, arjinin, glisin, serin, prolin, glutamin, asparajin, glisin betain, putresin, spermidin, spermin, kadaverin, protein), çözünebilir şekerler (glukoz, fruktoz, sukroz, trehaloz, fruktanlar) ve polioller (mannitol, gliserol, sorbitol, ononitol, pinitol) dir (Yıldız vd., 2010). Strese tepki olarak ozmotik potansiyeldeki azalma kuraklık stresine uyum bakımından pek çok bitkide iyi bir mekanizmaya sahiptir. Ozmotik potansiyeldeki azalma ya dehidrasyon yoluyla çözünenlerin pasif konsantrasyonlarının ya da çözünenlerinin birikiminin bir sonucu olarak meydana gelmektedir. Ancak ozmotik ayarlama daha çok çözünenlerin birikiminin etkili olduğu düşünülmektedir (Patakas ve Noitsakis, 2001). Tezara vd. (1999), bitkilerin transpirasyonla kaybettikleri su, topraktan aldıkları sudan daha fazla olduğunda, bağıl su içeriği, su potansiyeli ve hücrelerin turgorlarında azalma gözlemlendiğini, hücrelerdeki iyonların ve diğer çözünen maddelerin miktarlarında ise artma meydana geldiğini dolayısıyla da ozmotik potansiyelin azaldığını belirtmişlerdir. Hücrelerde bu ozmolitlerin birikimi hücre içindeki su potansiyelinin düşmesine neden olarak hücreler arası su kaybını önlemekte (Mahajan ve Tuteja, 2005), turgorlarını kaybetmeksizin yüksek evaporasyona dayanımlarını kolaylaştırmaktadır (Ben Ahmed vd., 2008). Ayrıca ozmolitler özellikle tuzluluk koşullarında artan Na⁺ etkisi nedeniyle, aktivitesi engellenen enzimlerin (Zhu, 2001) stabil kalmasını sağlamakta (Yokota vd., 2006), hatta bunlardan bazıları reaktif oksijen türlerinin zararlı etkilerini detoksifiye etmektedirler (Akashi vd., 2001; Cramer, 2010).

Yapraklarda şeker birikiminin artması bitkilerin strese verdikleri cevapta moleküler sinyal olarak çalışmaktadır (Chaves vd., 2003). Özellikle yapılan çalışmalarla da kuraklık stresi altındaki bitkilerin yapraklarında daha basit şekerler olan glukoz ve fruktoz birikiminin olduğu tespit edilmiştir (Trouverie vd., 2003). Başlangıçta nişasta miktarı normal seviyedeysen stresin artmasıyla birlikte nişasta miktarı azalmakta, çözünebilir şeker konsantrasyonlarında ise artış meydana gelmektedir (Kerepesi ve Galiba, 2000; Parida vd., 2002). Farshadfar vd. (2008) ise yüksek çözünebilir şeker içeriğine sahip genotiplerin kurağa dayanım gösterdiklerini belirtmişlerdir.

Ozmotik ayarlama yeteneği büyük ölçüde yaprak yaşına bağlı olarak farklılık göstermektedir. Gelişmenin farklı aşamasındaki veya yaşındaki yaprakların su stresine hassasiyetleri de farklı olmaktadır. Cramer (2010), su stresi altındaki bitkilerde tuz stresi altındaki bitkilere kıyasla daha yüksek konsantrasyonda glukoz, malat ve prolin birikiminin görüldüğünü belirtirken, Ben Ahmed vd. (2008) ise stres karşısında bitkilerde biriken bu prolin miktarının türe göre

değiştirdiğini vurgulamışlardır. Bertamini ve Nedunchezian (2002) araştırmalarında, bağda yetişen Pinot Noir üzüm çeşidinde klorofil, Rubisco, çözünebilir protein, fotosentetik aktivite ve tilakoid membran proteinlerindeki değişimleri incelemişlerdir. Analizlerde sürgünün en alt kısmındaki, orta kısmındaki ve uç kısmındaki yaprakları kullanmışlardır. Buna göre orta ve uç kısımlardaki yapraklarda toplam klorofil ve çözünebilir protein miktarı yüksek bulunurken, en alt kısımdaki yapraklarda ise az bulunmuştur.

Tuz stresi altındaki bitkilerin iyon dengesinin bozulmasıyla birlikte mineral madde konsantrasyonlarında önemli derecede değişiklikler meydana gelmektedir. Özellikle hücrelerde Na^+ ve Cl^- un aşırı birikimi nedeniyle iyon dengesizliği meydana gelmekte, potasyum, kalsiyum ve mangan gibi diğer mineral maddelerin alımı azalmaktadır (Charbaji ve Ayyoubi, 2004). İyon dengesizliği ve köklerde hücre zarı geçirgenliğinin bozulması bitkinin beslenme rejimini etkileyerek (Bohra ve Döfling, 1993), metabolik olaylarda kullanılan temel bazı elementlerin alımını önlemekte, bu da bir takım fizyolojik problemlerin ortaya çıkmasına neden olmaktadır (Villora vd., 1997). Ayrıca optimum toprak su içeriği, besin elementi çözünürlüğünü ve difüzyonunu etkileyerek köklerdeki besin elementi yarayışlılığını sınırlandırmakta ve dolayısıyla bitki performansı üzerinde tuzluluğun etkisini şiddetlendirmektedir (Paranychianakis ve Angelakis, 2008). Tuz stresinin tipik etkilerinden birisi olan yaprak yaşlanması Na^+ ve Cl^- gibi toksik iyonların birikmesi veya K^+ ve Ca^{2+} gibi iyonların ortamda azalmasıyla ilişkilendirilmektedir. Ayrıca magnezyum (Mg) iyonu da yaprak yaşlanması ile ilgili süreçlerde ve protein sentezinin düzenlenmesinde çok önemli rol oynamaktadır. Mg absorpsiyonundaki azalma klorofil miktarının da azalmasına neden olmaktadır (Lutts vd., 1996). Rugeri ve Salt Creek üzerine aşılı Cabernet Sauvignon üzüm çeşidinde tuzluluğun Na, Ca, K, Mg, Zn ve Mn gibi iyonların birikimine, turgora, verim ve kaliteye etkilerini inceleyen Hepaksoy vd. (2006), artan tuzluluğa bağlı olarak bitki gelişiminin ve bitki besin maddesi alımının azaldığını belirtmişlerdir.

Bitkilerde meydana gelen kuraklık ve tuz stresi, hücrelerin zararlanmasına neden olarak oksidatif stres gibi ikincil stres durumlarının ortaya çıkmasına neden olmaktadır (Wang vd., 2003; Agarwal ve Pandey, 2004). Hücrelerde oluşan oksidatif stres, zararlı olan süperoksit radikalleri (O_2^-), singlet oksijen ($^1\text{O}_2$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikalleri (OH^\cdot) gibi reaktif oksijen türlerinin dokularda birikmesiyle meydana gelmektedir (Sairam ve Tyagi, 2004; Gill ve Tuteja, 2010). Çoğunluğunu serbest radikallerin oluşturduğu reaktif oksijen türleri, normal oksijen molekülleriyle karşılaştırıldığında, kimyasal reaktivitesi daha yüksek olan oksijen formları oldukları görülmektedir (Nawar, 1996). Serbest radikaller, orbitallerinde bir veya daha fazla eşleşmemiş elektron bulunduklarından dolayı oldukça kararsız yapı gösterirler. Bu kararsız yapılarını giderebilmek için oksijen atomunun dış yörüngesindeki iki elektronu ortaklaşa kullanarak oksijen radikallerini oluşturmaktadırlar (Stahl vd., 2002). Genel olarak stres koşulları mitokondri ve kloroplastlarda elektron iletimini engelleyerek elektron sızıntısının meydana gelmesine neden olmaktadır. Bu elektronun ortamda bulunan oksijen tarafından alınmasıyla oksijen indirgenmesinin ilk ürünü olan süperoksit radikali (O_2^-) oluşmaktadır (Mehler reaksiyonu). Aslında serbest radikallerden biri olan süperoksitin tek başına bir etkisi bulunmamaktadır. Fakat pH'a bağlı olarak kendiliğinden veya süperoksit dismutaz (SOD) enzimi ile reaksiyona girerek hidrojen peroksit (H_2O_2) kaynağı

olmalarından dolayı oldukça önem taşımaktadırlar (Ayhan, 2006). Hidrojen peroksit serbest radikal olmadığı halde reaktif oksijen türleri arasında oldukça önemli bir yeri bulunmaktadır. Hidrojen peroksit eğer hücrelerden hızla uzaklaştırılmazsa, süperoksit ile reaksiyona girerek en zarar verici hidroksil radikalinin oluşumunu kolaylaştırmaktadır (Wang vd., 1999). Hidrojen peroksitin süper oksit radikale göre daha uzun bir yarılanma ömrüne sahip olması, süperoksitten daha etkili bir sinyal molekülü olduğunu göstermektedir (Desikan vd., 2004). Katalaz (CAT) ve askorbat peroksidaz (APX) gibi antioksidanlar hidrojen peroksitin parçalanmasını katalizlemektedirler (Garratt vd., 2002). Tüm bu reaksiyonlar meydana gelirken ortamda hem O_2^- hem de H_2O_2 radikalleri bulunmaktadır. Bu radikaller birbirleriyle tepkimeye girerek çok daha tehlikeli bir radikal olan hidroksil radikalini (OH^\cdot) meydana getirmektedirler (Haber-Weiss reaksiyonu). Normal koşullarda bu reaksiyon çok yavaş yürüdüğünden hücreye çok fazla zararı olmamaktadır. Ancak ortamda katalizör olarak görev yapan bir metal bulunduğunda reaksiyonun hızı artmakta (Fenton reaksiyonu) ve hücre daha çok zarar görmektedir (Gill ve Tuteja, 2010).

Stres faktörleri reaktif oksijen türlerinin bitkideki miktarlarının artmasına neden olarak hücrelere zarar vermekte, özellikle yavaşlama sürecine giren fotosentezin etkinliğini daha da sınırlandırmaktadır (Karanlık, 2001). Sentezlenen serbest oksijen radikalleri, klorofil, membran lipitleri, protein ve DNA gibi hücre komponentlerini bozmakta ve sonunda hücre ölümüne yol açmaktadır (Güneş vd., 2006; Özden vd., 2009; Gill ve Tuteja, 2010). Stres altındaki canlıların genelinde olduğu gibi bitkilerde de stres karşısında serbest oksijen radikallerini zararsız bileşiklere dönüştüren enzimatik süper oksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon redüktaz (GR), katalaz (CAT)) ve enzimatik olmayan (E vitamini, C vitamini, glutatyon, flavonoidler ve karotenoidler) antioksidan savunma mekanizmaları bulunmaktadır (Agarwal ve Pandey, 2004; Singh vd., 2008; Yaşar vd., 2008; Berli vd., 2010). Özellikle son yıllarda reaktif oksijen türlerinin etkilerinin inhibe edilmesinde enzimatik olmayan antioksidanlar listesine prolinde ilave edilmiştir. Bitkilerdeki bu antioksidan miktarları ve antioksidan enzim aktiviteleri yüksek olduğunda, o bitkiler oksidatif zararlanmaya karşı daha dayanıklı olmakta ve stresin üstesinden gelebilmektedirler. Aksi durumda yani bitkilerde bu antioksidan savunma sistemlerinin çalışmadığı veya yetersiz olduğu durumlarda ise hücrelerde ölüm gerçekleşmektedir (Gill ve Tuteja, 2010). Enzimatik olmayan antioksidanlardan biri olan α -tokoferol (E vitamini), lipid radikallerinin ve reaktif oksijen türlerinin uzaklaştırılmasında etkili olan lipid çözücü bir antioksidandır (Hollanger Czytko vd., 2005) ve membranlardaki singlet oksijeni inaktive ederek membran stabilitesinin korunmasına yardımcı olmaktadır (Trebst vd., 2002). Askorbat ise H_2O_2 ile non-enzimatik olarak tepkimeye girmekte ve reaksiyon kloroplastlardaki askorbat peroksidaz (APX) tarafından katalizlenmektedir. H_2O_2 çok düşük konsantrasyonlarda bile oldukça zararlı olması nedeniyle detoksifikasyonu çok önemlidir. Kloroplastlarda H_2O_2 'i uzaklaştıran katalaz (CAT) enzimi bulunmadığından, kloroplastlarda H_2O_2 'i elemine etmede en önemli rolü askorbat oynamaktadır (Kalefetoğlu, 2006). Askorbat, serbest radikalleri indirgeyici özelliği yanında tokoferol ve zeaksantin gibi membran bağlı antioksidanları rejenere etme yeteneğine de sahip olması nedeniyle ayrı bir önem taşımaktadır (Foyer, 1993). Glutatyon oksidasyon sırasında okside glutatyon ürettiğinden bunun glutatyona indirgenmesi glutatyon redüktaz (GR) enzimi tarafından katalizlenmektedir. Reaktif oksijen türlerini uzaklaştıran glutatyon aynı zamanda membran yapısının

stabil kalmasına da yardımcı olmaktadır (Kalefetoğlu, 2006). Karotenoidler, absorbe ettikleri ışığın klorofillere transferini ve tilakoid membran stabilitesini sağlayarak zararlı olan serbest klorofillerin ve reaktif oksijen türlerinin zararlarını önlemektedirler (Collins, 2001; Niyogi vd., 2001). Antosiyaninler sekonder bitki metabolitlerinin alt grubuna dahil olan fenolik bileşiklerdir (Iwashina, 2000). Sitoplazmada flavonoid biyosentez yolu sonunda sentezlenen antosiyaninler, aktif transportla vakuole taşınarak orada depo maddesi olarak birirmektedirler (Holton ve Cornish, 1995). Suda çözünür bileşiklerdir ve vakuolde çözülmüş olarak bulunmaktadırlar (Curtright vd., 1996). Araştırmalarında 110 R anacı üzerine aşılı Sultani Çekirdeksiz üzüm çeşidine su ve UV-B stresi uygulayan Doupis vd. (2011) prolin birikiminin su stresi karşısında önemli derecede arttığını ve stres karşısında artan antioksidan enzim aktivitelerinin adaptasyon mekanizmasında etkili olduğunu bildirmişlerdir.

Serbest oksijen radikalleri, hücrel membranlara lipid peroksidasyonu yoluyla zarar vermektedir. Lipid peroksidasyonu başlangıç, uzama ve sonlanma olmak üzere üç farklı adımda gerçekleşmekte ve reaksiyon sonunda lipid peroksidasyonunun en önemli ve en reaktif ürünü olan malondialdehit (MDA) ortaya çıkmaktadır. MDA, enzimatik olmayan oksidatif lipid peroksitlerinin parçalanması sonucu oluşan toksik etkili son ürünlerden birisidir. Oluşan MDA, hücre membranlarından iyon alış verişini etkileyerek membranlardaki bileşiklerin çapraz bağlanmasına yol açmakta ve iyon geçirgenliği ile enzim aktivitesinin değişimi gibi olumsuz sonuçlara neden olmaktadır (Çınar, 2005). Toumi vd. (2008) çalışmalarında, kuraklık stresi altındaki 4 farklı üzüm çeşidinin hem lipid akümüasyonu, hem de lipid kompozisyonunda meydana gelen farklılıkları incelemişlerdir. Kahli Kerkennh ve Cardinal gibi dayanıklı çeşitlerde, Guelb Sardouk ve Superior Seedless gibi hassas çeşitlere göre yaprak su potansiyeli yüksek ve lipid peroksidasyonu ise düşük bulunmuştur. Toplam lipid miktarının stres süresince sadece dayanıklı çeşitlerin yapraklarında artış gösterdiği belirlenmiştir. Yine *Vitis vinifera* L. cv. Öküzgözü çeşidinde hidrojen peroksit, antioksidan enzim aktiviteleri ve MDA üzerinde engelleyici etkide bulunduğu saptanmıştır. Prolin ve hidrojen peroksit *in vitro* kültürde yetişen asma yapraklarının oksidatif stres zararlanmasında önemli rol oynadıkları belirtilmiştir. Ayrıca prolinin antioksidan enzim sistemlerini ve MDA'yı direkt olarak olumlu etkilediğini belirtmişlerdir (Özden vd., 2009).

3. Sonuç

Diğer bitki türlerinde olduğu gibi asmalarda da hem su hem de tuz stresi ve beraberinde ortaya çıkan oksidatif stres birçok fizyolojik ve biyokimyasal olayı olumsuz etkileyerek ürün verim ve kalitesinde önemli düşümlere neden olmaktadır. Bitkiler bu stres faktörlerine karşı çoklu tolerans stratejileri geliştirmekle beraber belirli parametrelerde değişiklikler olmakta ve bu değişiklikler iki faktör açısından değerlendirildiğinde birbirine yakın sonuçlar vermektedir. Yapılan literatür taramaları sonucunda ülkemizde bu konu ile ilgili olarak asma da yapılan çalışmaların oldukça az bir kısmının fizyolojik ve biyokimyasal temelli olduğu görülmektedir. Sonuç olarak, dünyada tuz ve su stresinin bitkideki etkileri ve bu etkilere karşı bitkilerin verdikleri karmaşık cevaplar üzerine araştırmalar yoğun şekilde devam etmektedir.

Kaynakça

- Agarwal, S., & Pandey, V. (2004). Antioxidant enzyme responses to NaCl stress in *Cassia angustifolia*. *Biologia Plantarum*, 48(4), 555-560.
- Akashi, K., Miyake, C., & Yokota, A. (2001). Citrulline, a novel compatible solute in drought-tolerant wild watermelon leaves, is an efficient hydroxyl radical scavenger. *Febs Letters*, 508(3), 438-442.
- Al Absi, K.M. (2005). Response of grapevine to irrigation with multicomponent electrolyte solutions in presence of chloride salinity. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 8 (2), 318-325.
- Alexieva, V, Ivanov, S, Sergiev, I, & Karanov, E. (2003). Interaction between stresses. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, Special Issue, 1-17.
- Alizadeh, M., Singh, S. K., Patel, V. B., Bhattacharya, R. C., & Yadav, B. P. (2010). *In vitro* responses of grape rootstocks to NaCl. *Biologia Plantarum*, 54(2), 381-385.
- Anonim (2020). <http://www.turktarim.gov.tr/Haber/223/kaynaktan-kullaniciya-ulasana-kadar-suyun-varisindan-fazlasikaybediliyor> (Erişim tarihi: 15.04.2020)
- Avcioglu, R., Demiroglu, G., Khalvati, M.A., & Geren, H. (2003). Ozmotik basıncın bazı kültür bitkilerinin erken gelişme dönemindeki etkileri. II. Prolin, klorofil birikimi ve zar dayanıklılığı. *Ege Üniversitesi, Ziraat Fakültesi Dergisi*, 40 (2): 9-16.
- Ayhan, B. (2006). Mısır (*Zea mays* L.)'ın bazı çeşitlerinde ağır metal (Cd, Pb) stresinin etkilerinin belirlenmesi. Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi, 120 sayfa, Ankara.
- Beis, A., Zotos, A., & Patakas, A. (2009). Influence of sampling time and sap extraction methodology on xylem pH values in two grapevine varieties grown under drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 305-311.
- Ben Ahmed, C., Rouina, B. B., & Boukhris, M. (2008). Changes in water relations, photosynthetic activity and proline accumulation in one-year-old olive trees (*Olea europaea* L. cv. Chemlali) in response to NaCl salinity. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30(4), 553-560.
- Ben Asher, J., Tsuyuki, I., Bravdo, B.A., & Sagih, M. (2006). Irrigation of grapevines with saline water I. Leaf area index, stomatal conductance, transpiration and photosynthesis. *Agricultural Water Management*, 83, 13-21.
- Berli, F.J., Moreno, D., Piccoli, P., Viana, L.H., Silva, M.F., Smith, R.B., Cavagnaro, J.B., & Bottini, R. (2010). Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to Ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant, Cell and Environment*, 33. 1-10.
- Bertamini, M., & Nedunchezian, N. (2002). Leaf age effects on chlorophyll, Rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoid membrane protein in field grown grapevine leaves. *Journal of Plant Physiology*, 159(7), 799-803.
- Bertamini, M., Zulini L., Muthuchelian, K., & 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.
- Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K., & Nedunchezian, N. (2007). Low night temperature effects on photosynthetic

- performance on two grapevine genotypes. *Biologia Plantarum*, 51 (2): 381-385.
- Bohra, J.S., & Döffling, K. (1993). Potassium nutrition of rice (*Oryza sativa* L.) varieties under NaCl salinity. *Plant and Soil*, 152: 299-303.
- Borel, C., & Simonneau, T. (2002). Is the ABA concentration in the sap collected by pressurizing leaves relevant for analyzing drought effects on stomata? Evidence from ABA-fed leaves of transgenic plants with modified capacities to synthesize ABA. *Journal of Experimental Botany*, 53 (367): 287-296.
- Bota, J., Flexas, J., & Medrano, H. (2001). Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology*, 138: 353-361.
- Bota, J., Medrano, H., & Flexas, J. (2004). Is photosynthesis limited by decreased rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytologist*, 162: 671-681.
- Charbaji, T., & Ayyoubi, Z. (2004). Differential growth of some grapevine varieties in syria in response to salt *in vitro*. *In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant*, 40: 221-224.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., & Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Chaves, M.M., Santos, T.P., Souza, C.R., & Ortuño, M.F. (2007). Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology*, 16: 237-252.
- Chaves, M.M., Zarrouk, O., Francisco, J.M., Costa, T., Santos, A.P., Regalado, M.L., & Rodrigues, C.M. (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105: 661-676.
- Cifre, J., Bota, J., Escalona, J.M., Medrano, H., & Flexas, J. (2005). Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.) an open gate to improve water-use efficiency? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106: 159-170.
- Collins, A. (2001). Carotenoids and genomic stability. *Mutation Research*, 475, 1-28.
- Cramer, G.R., Ergül, A., Grimplet, J., & Tillet, R.L. (2007). Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional and Integrative Genomics*, 7: 111-134.
- Cramer, G.R. (2010). Abiotic stress and plant responses from the whole vine to the genes. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16: 86-93.
- Cuneo, I. F., Barrios-Masias, F., Knipfer, T., Uretsky, J., Reyes, C., Lenain, P., Brodersan, C.R., Walker, M.A., & McElrone, A. J. (2021). Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function. *New Phytologist*, 229(1): 272-283.
- Curtright, R., Rynearson, J.A., & Markwell, J. (1996). Anthocyanins: Model compounds for learning about more than pH. *Journal of Chemical Education*, 73: 306-309.
- Çınar, S. (2005). Mangan ve demir stresi uygulanmış roka (*Eruca sativa*) bitkisinde bazı antioksidan enzim aktivitelerindeki ve lipid peroksidasyon düzeylerindeki değişimlerin incelenmesi. Celal Bayar Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Kimya Anabilim dalı, Yüksek Lisans Tezi, 102 sayfa, Manisa.
- Çırak, C., & Esendal, E. (2006). Soyada kuraklık stresi. *Ondokuz Mayıs Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 21(2): 231-237.
- Dajic, Z. (2006). Salt stress. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. (K.V.M. Rao and K.J. Reddy (eds)), Chapter 6: 345.
- Dardeniz, A., Müftüoğlu, N.M., Türkmen, C., & Sungur, A. (2006). Determination of relationship between water consumption and salt tolerance of some table grape cultivars. 18th International Soil Meeting on Soil Sustaining Life on Earth, *Managing Soil and Technology*, 2: 693-696.
- Deluc, L.G., Quilici, D.R., Decendit, A., Grimplet, J., Wheatley, M.D., Schlauchi, K.A., Merillon, J.M., Cushman, J.C., & Cramer, G.R. (2009). Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics*, 10: 212-245.
- Desikan, R., Hancock, J.T., & Neill, S.J. (2004). Oxidative stress signalling. Plant responses to abiotic stress. Hirt, H. and Shinozaki, K. (eds.), pp. 121-149, Springer-Verlag, Berlin.
- Doupis, G., Chartzoulakis, K., Beis, A., & Patakas, A. (2011). Allometric and biochemical responses of grapevines subjected to drought and enhanced ultraviolet-B radiation. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 17: 36-42.
- Downton, W.J., Loveys, B.R., & Grant, W.J.R. (1990). Salinity effects on the stomatal behaviour of grapevine. *New Phytologist*, 116: 499-503.
- El-Swaify, S.A. (2000). Soil and water salinity. Plant Nutrient management in Hawaii's soils. Approaches for Tropical and Subtropical Agriculture, Chapter 17: 151-158.
- Eriş, A., Sivritepe, N., & Sivritepe, H.Ö. (1998). Asmalarda su stresine karşı ortaya çıkan bazı morfolojik ve fizyolojik reaksiyonlar. 4. Bağcılık Sempozyumu Bildirileri, 20-23 Ekim 1998, 64-69, Yalova.
- Eriş, A. (1990). Bahçe bitkileri fizyolojisi, Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları, Ders Notları No: 11, Bursa.
- Farshadfar, E., Ghasempour, H., & Vaezi, H. (2008). Molecular aspects of drought tolerance in bread wheat (*T. aestivum*). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 11 (1): 118-122.
- Flexas, J., Escanola, J.M., & Medrano, H. (1999). Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines, *Plant Cell and Environment*, 22: 39.
- Flexas, J., Galmes, J., Galle, A., Gulias, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomas, M., & Medrano, H. (2010). Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 (1): 106-121.
- Foyer, C.H. (1993). Ascorbate. Antioxidants in higher plants. Alscher, R.G. and Hess, J.L. (eds.), CRC Press, Boca, Raton, pp. 31-52.
- Garratt, L.C., Janagoudar, B.S., Lowe, K.C., Anthony, P., Power, J.B., & Davey, M.R. (2002). Salinity tolerance and antioxidant status in cotton cultures, *Free Radical Biology and Medicine*, 33 (4): 502-511.
- Gill, S.S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crops. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 909-930.
- Gómez-del-Campo, M., Ruiz, C., & Lissarrague, J.R. (2002). The effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airén grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 53: 138-143.
- Gong, H., Blackmore, D.H., & Walker, R.R. (2010). Organic and inorganic anions in Shiraz and Chardonnay grape berries and wine as affected by rootstock under saline conditions. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 (1): 227-236.

- Gosset, D.R., Millhollon, E.P., & Lucas, C. (1994). Antioksidant response to NaCl stres in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. *Crop Science*, 34: 706-714.
- Grimplet, J., Deluc, L.G., Cramer, G.R., & Cushman, J.C. (2007). Integrating functional genomics with salinity and water deficit stress responses in wine grape - *Vitis vinifera*. M.A. Jenks vd. (eds.), *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, Chapter 26: 643-668.
- Güneş, A., Çelik, H., Alparslan, M., Söylemezoğlu, G., Erarslan, F., Yaşa, Z., & Koç, Ö. (2003). Asmaların (*Vitis* spp.) bor toksitesi ve tuzluluğa karşı toleransının belirlenmesine yönelik olarak bor, sodyum ve klor alımlarının karşılaştırılması. *Tarım Bilimleri Dergisi*, 9 (4): 428-434.
- Güneş, A., Söylemezoğlu, G., İnal, A., Bağcı, E.G., Çoban, S., & Şahin, O. (2006). Antioxidant and stomatal responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. *Scientia Horticulturae*, 110: 279-284.
- Gürel, A., & Avcıoğlu, R. (2001). Bitkilerde strese dayanıklılık fizyolojisi. *Bitki Biyoteknolojisi II*, Bölüm 21: 289-326.
- Hepaksoy, S., Ben-Asher, J., de Malach, Y., David, I., Sagih, M., & Brave, B. (2006). Grapevine irrigation with saline water: Effect of rootstocks on quality and yield of Cabernet Sauvignon. *Journal of Plant Nutrition*, 29: 783-795.
- Hollanger Czytko, H., Grabowski, J., Sandorf, I., Weckermann, K., & Weiler, E.W. (2005). Tocopherol content and activities of tyrosine aminotransferase and cystine lyase in Arabidopsis under stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, 162, 767-770.
- Holton, T.A., & Cornish, E.C. (1995). Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. *Plant Cell*, 7: 1017-1083.
- Iwashina, T. (2000). The Structure and distribution of the flavonoids in plants. *Journal of Plant Research*, 113: 287-299.
- Jellouli, N., Ben Jouria, H., Skouri, H., Ghorbel, A., Gourgoubri, A., & Mliki, A. (2008). Proteomic analysis of Tunisian grapevine cultivar Rzegui under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 165: 471-481.
- Kaçar, B., Katkat, V., & Öztürk, Ş. (2009). *Bitki Fizyolojisi*. Nobel Yayın Dağıtım. 556 sayfa.
- Kalefetoğlu, T., & Ekmekçi, Y. (2005). The Effect of drought on plants and tolerance mechanisms. *Gazi University Journal of Science*, 18 (4): 723-740.
- Kalefetoğlu, T. (2006). Nohut (*Cicer arietinum* L.) çeşit ve hatlarının kuraklık stresine karşı dayanıklılığının karakterizasyonu. Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi, 143 sayfa, Ankara.
- Karanlık, S. (2001). Değişik buğday genotiplerinde tuz stresine dayanıklılık ve dayanıklılığın fizyolojik nedenlerinin araştırılması. Çukurova Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi, 125 s., Adana.
- Kerepesi, I., & Galiba, G. (2000). Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science*, 40: 482-487.
- Koca, H. (2007). Tuz stresinin farklı susam çeşitlerinin fizyolojik ve biyokimyasal özellikleri üzerine etkisi. Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi, 132 sayfa, İzmir.
- Kök, D. (2007). Responses of *V. vinifera* spp. Sylvestris (c.c. Gmelin) ecotypes originated from two different geographical regions of turkey to salinity stress at seed germination and plantlet stages. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10 (16): 2631-2638.
- Lichtenthaler, H.K. (1998). The stress concept in plants: An introduction, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851: 187-198.
- Lovisollo, C., Tramontini, S., Flexas, J., & Schubert, A. (2008). Mercurial inhibition of root hydraulic conductance in *Vitis* spp. rootstocks under water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 63: 178-182.
- Lutts, S., Kinet, J.M., & Bouharmont, J. (1996). NaCl Induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Annals of Botany*, 78: 389-398.
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: An overview, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444: 139-158.
- Mansour, M.M.F., Salama, K.H.A., & Al-Mutawa, M.M. (2003). Transport proteins and salt tolerance in plants. *Plant Science*, 164: 891-900.
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651-681.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stres. *Plant, Cell and Environment*, 25: 239-250.
- Müftüoğlu, N.M., Dardeniz, A., Sungur, A., & Altay, H. (2006). Bazı sofralık üzüm çeşitlerinin tuza toleranslarının belirlenmesi. *Selçuk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 20: 37-42.
- Nawar, W.W. (1996). Lipids. In "Food Chemistry", O.R. Fennema (Ed), pp: 225-319. Marcel Dekker, New York.
- Niyogi, K.K., Shih, C., Chow, W.S., Pogson, B., Dellapenna, D., & Björkman, O. (2001). Photoprotection in a zeaxanthin and lutein deficient double mutant of Arabidopsis. *Photosynthesis Research*, 67: 139-145.
- Önder, S., Kanber, R., Önder, D., & Kapur, B. (2005). Global iklim değişimlerine bağlı olarak sulama yöntem ve işletim tekniklerinde gelecekte ortaya çıkabilecek değişiklikler. 4. GAP Tarım Kongresi, Şanlıurfa, 2: 1128-1135.
- Özden, M., Demirel, U., & Kahraman, A. (2009). Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H₂O₂. *Scientia Horticulturae*, 119: 163-168.
- Öztürk, M.A., & Seçmen, Ö. (1992). *Bitki ekolojisi*, Ege Üniversitesi Fen Fakültesi, Yayın No: 141, İzmir.
- Paranychianakis, N.V., Aggelides, S., & Angelakis, A.N. (2004). Influence of rootstock, irrigation level and recycled water on growth and yield of Sultana grapevines. *Agricultural Water Management*, 69: 13-27.
- Paranychianakis, N.V., & Angelakis, A.N. (2008). The Effect of water stress and rootstock on the development of leaf injuries in grapevines irrigated with saline water. *Agricultural Water Management*, 95: 375-382.
- Parida, A., Das, A.B., & Das, P. (2002). NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true Mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *Journal of Plant Physiology*, 45: 28-36.
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K., & Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought stressed grapevines. *Plant Science*, 163: 361-367.
- Patakas, A., Noitsakis, B., & 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., & Noitsakis, B. (2001). Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *Journal of Plant Physiology*, 158: 63-69.
- Pavlousek, P. (2011). Evaluation of drought tolerance of new grapevine rootstock hybrids. *Journal of Environmental Biology*, 32: 543-549.
- Peltzer, D., Dreyer, E., & Polle, A. (2002). Temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 40: 141-150.
- Sairam, R.K., & Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science*, 86 (3): 407-421.
- Santesteban, L.G., Miranda, C., & Royo, J.B. (2011). Regulated deficit irrigation effects on growth, yield, grape quality and individual anthocyanin composition in *Vitis vinifera* L. cv. 'Tempranillo'. *Agricultural Water Management*, 98: 1171-1179.
- Saruhan, V., Üzen, N., Eylen, M., & Çetin, Ö. (2008). Toprak tuzluluğunun kültür bitkilerine etkileri ve alınabilecek somut önlemler. Sulama Tuzlanma Konferansı, 319-328, Şanlıurfa.
- Shafiq Ur Rahman Harris, P., & Ashraf, M. (2005). Stress environment and their impact on crop production. Abiotic stress: plant resistance through breeding and molecular approaches. M. Ashraf and P. Harris. New York, Food Products pres, 3-16.
- Shai, U., & Ben Gal, A. (2005). Long term response of grapevines to salinity: Osmotic effects and ion toxicity. *American Journal of Enology and Viticulture*, 56 (2): 148-154.
- Shrivastava, P., & Kumar, R. (2015). Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi journal of biological sciences*, 22(2): 123-131.
- Sinclair, C., & Hoffmann, A.A. (2003). Monitoring salt stress in grapevines: are measures of plant trait variability useful?. *Journal of Applied Ecology*, 40: 928-937.
- Singh, S., Anjum, N.A., Khan, N.A., & Nazar, R. (2008). Metal binding peptides and antioxidant defence system in plants: significance in cadmium tolerance. In: N.A. Khan, S. Singh (Eds). Abiotic stress and plant responses, IK International, New Delhi, 159-189.
- Sivritepe, N., & Eriş, A. (1999). Determination of salt tolerance in some grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) under *in vitro* conditions. *Turkish Journal of Biology*, 23: 473-485.
- Sivritepe, N., Sivritepe, Ö., Çelik, H., & Katkat, A.V. (2010). Salinity responses of grafted grapevines: Effects of scion and rootstock genotypes. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj*, 38 (3): 193-201.
- Sivritepe, N. (1995). Asmalarda tuza dayanıklılık testleri ve tuza dayanımda etkili bazı faktörler üzerinde araştırmalar. Uludağ Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Bahçe Bitkileri Ana Bilim Dalı, Doktora tezi, 167 sayfa, Bursa.
- Sivritepe, N. (2000). Asmalarda tuzdan kaynaklanan ozmotik stresin teşvik ettiği fizyolojik değişimler ve tuza dayanımdaki rolleri. *Turkish Journal of Biology*, 24: 97-104.
- Soar, C.J., Dry, P.R., & Loveys, B.R. (2006). Scion photosynthesis and leaf gas exchange in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz: mediation of rootstock effects via xylem sap ABA. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 12: 82-96.
- Stahl, W., Ale-Agha, N., & Polidori, M.C. (2002). Non-antioxidant properties of carotenoids. *Journal of Biological Chemistry*, 383: 553-558.
- Streb, P., & Feierabend, J. (1996). Oxidative stress responses accompanying photoinactivation of catalase in NaCl-Treated rye leaves. *Botanica Acta*, 109: 125-132.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2008). Bitki fizyolojisi (Çeviri Editörü İ. Türkan). Palma Yayıncılık, Ankara, s: 404-419, p. 547.
- Tattersall, E.A.R., Grimplet, J., DeLuc, L., Wheatley, M.D., Vincent, D., Osborne, C., Ergül, A., Lomen, E., Blank, R.R., Schlauch, K.A., Cushman, J.C., & Cramer, G.R. (2007). Transcript abundance profiles reveal larger and more complex responses of grapevine to chilling compared to osmotic and salinity stress. *Functional and Integrative Genomics*, 7: 317-333.
- Tester, M., & Davenport, R.J. (2003). Na⁺ transport and Na⁺ tolerance in higher plants. *Ann Bot (Lond)* 91: 503-527.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., & Lawlor, D.W. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401: 914-917.
- Tipi, T., Vural, H., Turhan, Ş., & Erdal, B. (2017). Türkiye'de Sulama Yatırımlarının Tarım Alanlarının Kullanım Şekillerine Etkisinin Belirlenmesi. *Turkish Journal of Agricultural Economics*, 23(2): 157-163.
- Toumi, I., Gargouri, M., Nouairi, I., Moschou, P.N., Ben Salem-Fnayou, A., Mliki, A., Zarrouk, M., & Ghorbel, A. (2008). Water stress induced changes in leaf lipid composition of four grapevine genotypes with different drought tolerance. *Biologia Plantarum*, 52: 161-164.
- Trebst, A., Depka, B., & Holländer-Czytko, H.A. (2002). Specific role for tocopherol and of chemical singlet oxygen quenchers in the maintenance of photosystem II structure and function in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Letters*, 43: 2157-2162.
- Trouverie, J., Thevenot, C., Rocher, J.P., Sotta, B., & Prioul, J.L. (2003). The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in adult maize leaf. *Journal of Experimental Botany*, 54: 2177-2186.
- 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.
- Upreti, K.K., & Murti, G.S.R. (2010). Response of grape rootstocks to salinity: changes in root growth, polyamines and abscisic acid. *Biologia Plantarum*, 54 (4): 730-734.
- Van Leeuwen, C., Friant, P., Choné, X., Tregoat, O., Koundouras, S., & Dubourdieu, D. (2004). Influence of climate, soil, and cultivar on terroir. *American Journal of Enology and Viticulture*, 55: 207-217.
- Vandeleur, R.K., Mayo, G., Sheldeni, M.C., Gillihami, M., Kaiser, B.N., & Tyerman, S.D. (2008). The role of PIP aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology*, 149: 445-460.
- Villora, G., Pulgar, G., Moreno, D.A., & Romero, L. (1997). Salinity treatments and their effect on nutrient concentration in Zucchini plants (*Cucurbit pepo* L. var. *Moschata*). *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 37: 605-608.
- Vincent, D., Ergül, A., Bohlman, M.C., Tattersall, E.A.R., & Tillett, R.L. (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.
- Walker, R.R., Blackmore, D.H., Clingeleffer, P.R., & Correll, R.L. (2002). Rootstock effects of salt tolerance of irrigated

- field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Sultana) I. Yield and vigour inter-relationships. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 8: 3-14.
- Walker, R.R., Blackmore, D.H., Clingeleffer, P.R., & Correll, R.L. (2004). Rootstock effects on salt tolerance of irrigated field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Sultana) 2. Ion concentrations in leaves and juice. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 10: 90-99.
- Walker, R.R., Blackmore, D.H., & Clingeleffer, P.R. (2010). Impact of rootstock on yield and ion concentrations in petioles, juice and wine of Shiraz and Chardonnay in different viticultural environments with different irrigation water salinity. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16: 243-258.
- Wang, J., Zhang, H., & Allen, R.D. (1999). Overexpression of an Arabidopsis peroxisomal APX gene in tobacco increases protection against oxidative stress, *Plant Cell Physiology*, 40: 725-732.
- Wang, W., Vinocur, B., & Altman, A. (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1-14.
- Yaşar, F., Ellialtıođlu, Ş., Özpıy, T., & Uzal, Ö. (2008). Tuz Stresinin karpuzda (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.) antioksidatif enzim(SOD, CAT, APX ve GR) aktivitesi üzerine etkisi. Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarım Bilimleri Dergisi, 18 (1): 51-55.
- Yıldız, M., Terzi, H., Cenkci, S., Arıkan, Terzi, E.S., & Uruşak, B. (2010). Bitkilerde Tuzluluđa Toleransın Fizyolojik ve Biyokimyasal Markörleri. Anadolu Üniversitesi Bilim ve Teknoloji Dergisi, Yaşam Bilimleri ve Biyoteknoloji, 1 (1): 1-33.
- Yokota, A., Takahara, K., & Akashi, K. (2006). Water stress. In: Madhava Rao KV, Raghavendra AS, Janardhan Reddy K (eds) *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer, The Netherlands, p 15-39.
- Zhu, J.K. (2001). Plant salt tolerance. *Trends Plant Science*, 6: 66-71.